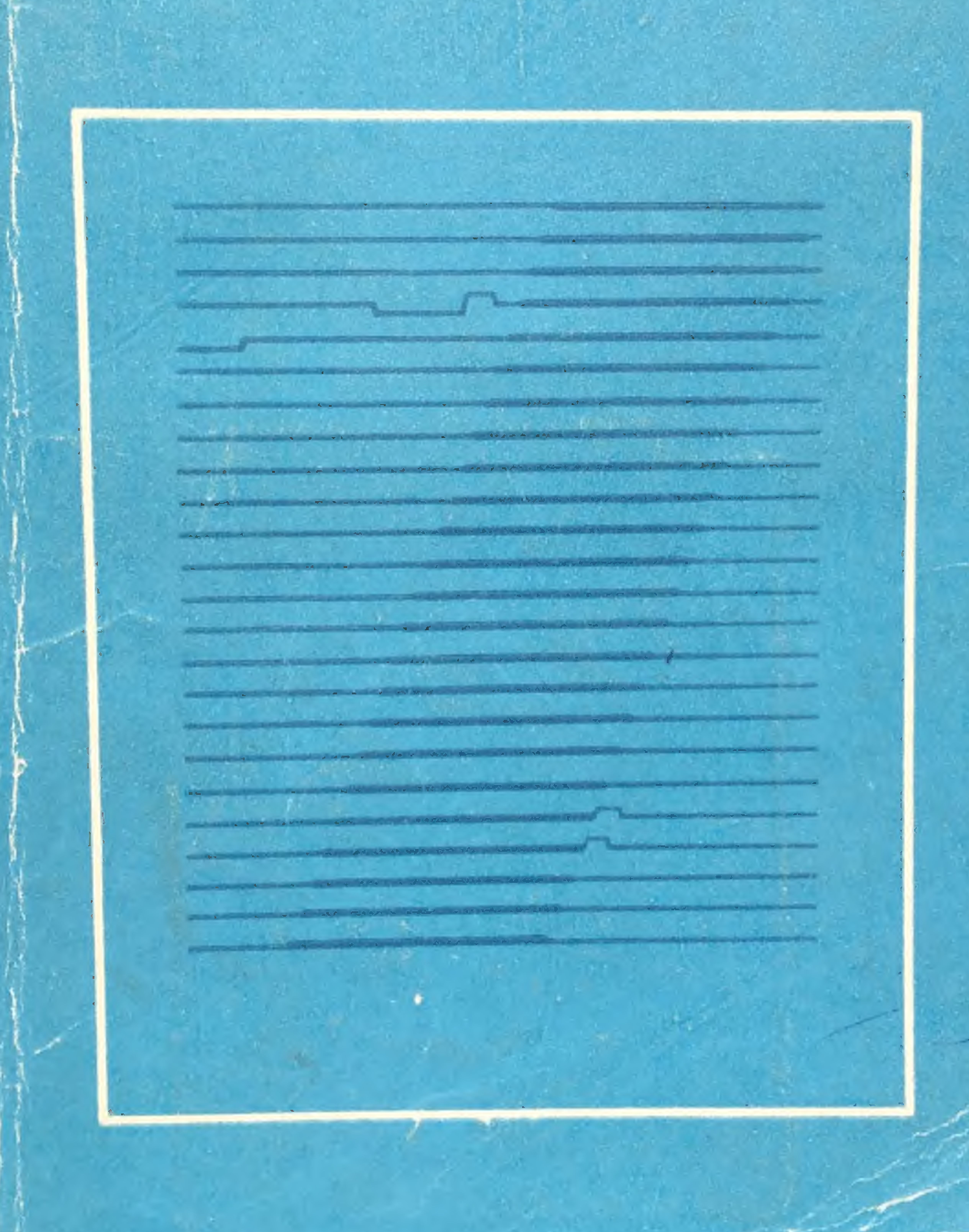

А. Д. СЛОНИМ

СРЕДА И ПОВЕДЕНИЕ




255408

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО КОМПЛЕКСНЫМ ПРОБЛЕМАМ
ФИЗИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

А. Д. СЛОНИМ

СРЕДА И ПОВЕДЕНИЕ

ФОРМИРОВАНИЕ АДАПТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

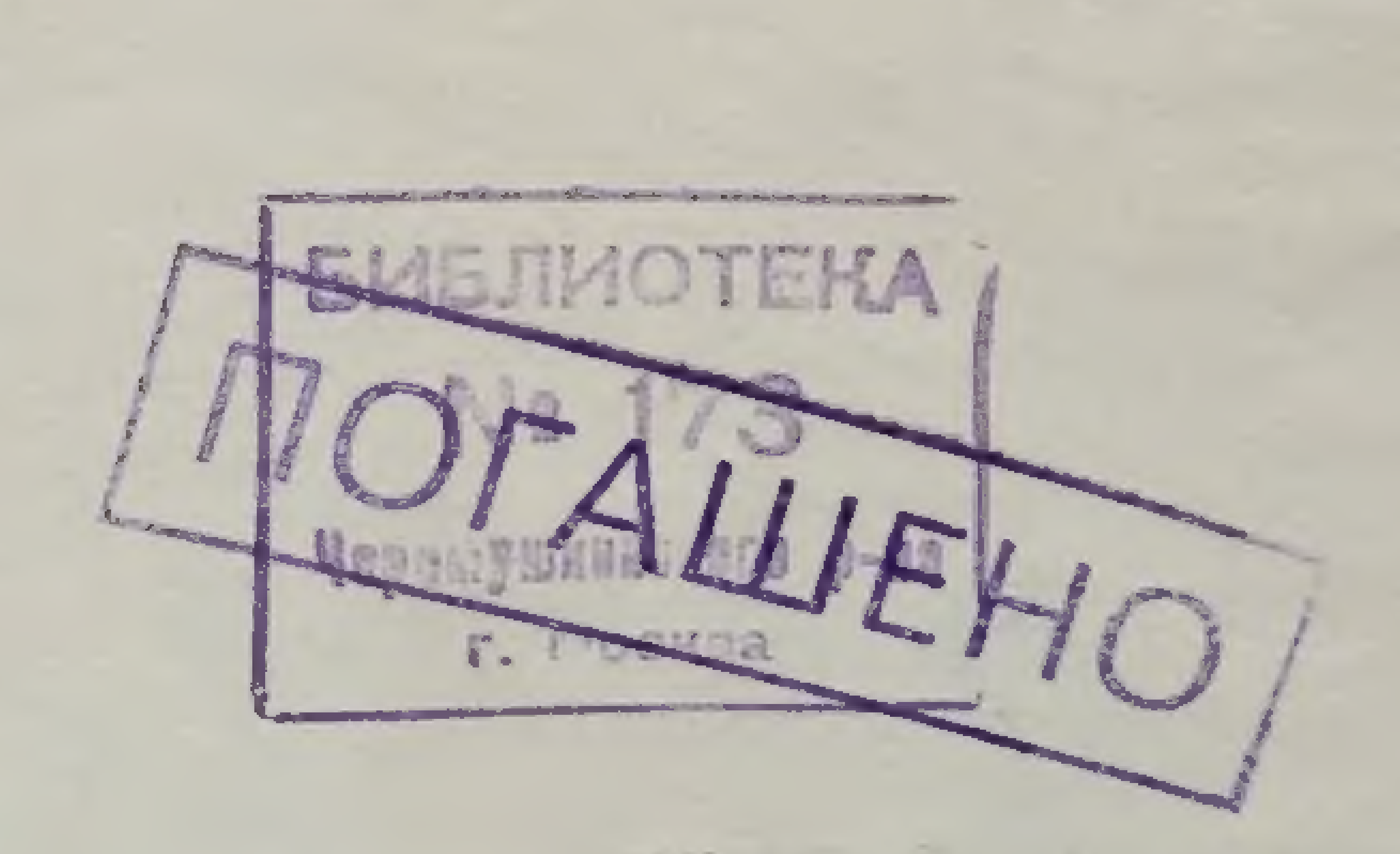


ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1976

УДК 612.821

Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Слоним А. Д. Л., «Наука», 1976. 211 с.

Автор излагает и критически рассматривает основные теоретические положения этологии в связи с достижениями современной физиологии и смежных наук. Большое место в книге занимают вопросы происхождения врожденных и приобретенных форм поведения, их изучения в природе и эксперименте. Освещаются приемы исследования не только врожденного поведения, но и так называемой «ранней памяти» у животных, имеющей исключительное значение для понимания развития поведения, воспитания и обучения. Ил. — 48, табл. — 9, лит. — 618 назв.



С $\frac{50300-583}{055(02)-76}$ 565-76

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Введение 3

ГЛАВА I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ И СОВРЕМЕННАЯ ЭТОЛОГИЯ

Определение этологии и ее происхождение как науки 9
Представления этологов о «пусковых» и «реализующих» механизмах 14
Нервные механизмы поведения животных в представлениях этологов 20
О критике современной этологии 23
О взаимоотношениях этологии и экологической физиологии . . . 29

ГЛАВА II. РАЗВИТИЕ ВИДОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Формирование врожденных реакций поведения и врожденного различения 33
Первые контакты новорожденного с окружающей средой 39
Постнатальный онтогенез врожденного поведения 47
Роль натуральных условных рефлексов (облигатного обучения) в формировании видового поведения 56
Сложные формы поведения в природе и в лаборатории 62

ГЛАВА III. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Стадии развития и формирование поведения 67
Запечатлевание (импринтинг) как самая ранняя форма обучения и памяти 68
Импринтинг и регуляция вегетативных функций организма . . . 77
Теории импринтинга 80
Ранний опыт и его значение для формирования поведения и регуляции физиологических функций 84
Процедура «хендлинг» (handling) 87
Опыт выращивания молодняка самкой другого вида 93
Влияние материнского кормления и материнско-детских отношений на развитие молодняка 95
Процедура «джентлинг» (gentling) 98
Влияние условий среды в период развития на формирование поведения взрослых животных 99

Стр.

ГЛАВА IV. ЭНЕРГЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ И СПОНТАННАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

Поведение и энергетика организма 107
Общая двигательная активность и ее количественная характеристика 108
Облигатная двигательная активность 112
Факультативная (спонтанная) двигательная активность на примере игровой деятельности 114
Двигательная активность и утомление 119
Факторы внешней среды и факультативная двигательная активность 121
Гомеостатическое поведение и его изучение 125
Энергетика спонтанного поведения 133
Энергетика стадных и популяционных отношений 135
О роли центральных и периферических механизмов в поддержании двигательной активности 138
Центральные биохимические механизмы поддержания факультативной двигательной активности 140

ГЛАВА V. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Понятие о биологических ритмах и их классификация 145
Основные методы исследований в биоритмологии 146
Эндогенные ритмы и изоляция от периодических факторов среды 149
Метод «остановки» биологических часов и влияние температуры среды, ингибиторов синтеза белка и мутагенов 152
Наследование циркадных (суточных) ритмов и развитие их в онтогенезе 155
Влияние факторов среды на циркадный ритм и усвоение ритма . . 157
Циркадные (суточные) ритмы у человека 163
Цирканные (сезонные) ритмы 167
Приливные и лунные ритмы 172
Литература 182

ВВЕДЕНИЕ

Современное учение о поведении человека и животных выходит далеко за рамки физиологии и охватывает многие проблемы биологии, психологии, педагогики, социологии, а также ряд аспектов технических наук. Собственно физиологическим исследованиям поведения в настоящее время посвящена сравнительно ограниченная область знаний, связанная с изучением нервной системы, ее функций, ее развития в онто- и филогенезе. Однако и физиологическое изучение поведения не ограничивается только рассмотрением лежащих в его основе физических, химических и морфологических механизмов, а широко использует феноменологическую сторону явлений, т. е. описание и регистрацию самих поведенческих актов, условий их возникновения, условий поддержания различных форм деятельности, изменений их в патологических состояниях. Огромный размах исследований по циркадной и сезонной периодике, изучение трудовых процессов в их динамике, связи деятельности человека с обслуживаемыми им машинами (эргономика) — вот далеко не полный перечень исследований поведения человека и животных, широко представленных в современной науке.

По существу, в настоящее время поведение изучается не только в самых различных областях человеческого познания, но и на самых различных уровнях, начиная от регистрации социальных явлений (например, миграции населения, выбор профессий, мест и условий отдыха и т. д.) и кончая молекулярными механизмами функционирования нейронов центральной нервной системы.

Среди биологических наук о поведении особое место занимает получившая за последнее время широкое развитие этология — наука, разрабатываемая в основном зоологами-экологами, тщательно регистрирующими детали поведения животных различных видов в различных экспериментальных и природных условиях. При этом ставятся многие задачи видовой характеристики поведения, таксономические его различия, вопросы эволюции и внутривидовой изменчивости. К биологическим аспектам изучения поведения следует отнести и изучение условных рефлексов (обучения)

в плане разделения генетически врожденных и приобретенных его элементов. Весь биологический аспект изучения поведения как бы противостоит нейрофизиологическому и нейрохимическому исследованию поведения, когда изменения функций определенных отделов и систем мозга сопоставляются с особенностями деятельности организма.

Ретроспективный взгляд на развитие знаний за последнее столетие позволяет очертить пути исследований от Флуранса до Мэгуна и современных нейрофизиологов и от Дарвина до Лоренца, Тинбергена и современных этологов.

Тщательное рассмотрение этих основных линий научного изучения поведения приводит, однако, к выводу, что, несмотря на необычайный прогресс в технике исследований при большом объеме накопленных знаний, по-прежнему остается открытым вопрос о роли унаследованных и приобретенных элементов в поведении не только животных, но и человека.

Методологические основы разработки этой проблемы, поставленной Дарвином в 1872 г., были созданы И. П. Павловым, его школой и его последователями. Ни один другой метод исследования поведения не давал в руки экспериментатора таких возможностей разделения и тщательного изучения генетического набора форм деятельности и особенностей их протекания, как метод условных рефлексов во всем его многообразии. Основанный, по словам И. П. Павлова, на гениальном взмахе Сеченовской мысли, этот метод создал совершенно особую область хронического эксперимента, значение которого для физиологии, психологии и многих областей экспериментальной биологии невозможно переоценить. Этот метод оказал огромное влияние на экспериментаторов, подняв на новую ступень само значение эксперимента в биологии и физиологии.

Вместе с тем детерминизм явлений поведения, опиравшийся в павловской физиологии исключительно на представления приобретенной рефлекторной обусловленности любых реакций организма, любых форм его деятельности, не мог охватить всю сложную картину поведения организма на разных уровнях онто- и филогенеза. Эти представления не могли охватить и тех детерминированных явлений развития поведения, которые определялись общим термином «безусловный рефлекс». Это еще усугублялось тем, что при изучении условных рефлексов экспериментаторы нарочито выбирали наиболее простые врожденные элементы поведения (двигательной активности) или вегетативных функций, которые к тому же были доступны количественному учету.

Школа К. М. Быкова, расширившая круг вегетативных реакций, изучаемых методом условных рефлексов, вместе с тем расширила и область изучения безусловных, включив в нее ответы пищеварительных желез, гладкой мышечной системы желудочно-кишечного тракта, сосудистой системы, сердца, функций проницаемости и всасывания, общего обмена веществ и терморегуляции,

дыхания и кроветворения. Рефлекторные ответы организма со стороны его отдельных систем стали объектом лабораторных и полевых исследований. Тем самым сложные ответы организма, трактуемые обычно как безусловные рефлексы, стали предметом не только тщательного количественного изучения, но и исследования в процессе их формирования в онтогенезе с целью выявления доли врожденного и приобретенного компонентов в их структуре (Быков, Слоним, 1960). При этом было выдвинуто и экспериментально обосновано положение о преформизме, т. е. о генетической обусловленности в формировании врожденного компонента «безусловного» рефлекса не только в пренатальный, но и в постнатальный период развития. Так возникло понятие о сложнорефлекторной деятельности (сложных формах поведения), очень близко стоящее к представлениям западных этологов о сложном поведенческом акте.

Некоторые американские исследователи-психологи в вопросе о происхождении и формировании сложных форм поведения, следуя павловской концепции, оказались чересчур ортодоксальными и заняли крайнюю эпигенетическую позицию. Даже внутриутробное развитие поведения связывается ими с воздействием факторов среды или своеобразным гипотетическим упражнением функций (Lehrmann, 1953; Kovach, 1971). Фактический материал по этому вопросу, приведенный в главе II, не позволяет поддержать такую точку зрения, хотя теоретические воззрения на механизм формирования собственно врожденного (генетически обусловленного) компонента поведения остаются в достаточной мере неясными. Сегодня мы располагаем только фактами — фактами достаточно многочисленными и убедительными, свидетельствующими о том, что в огромном большинстве случаев специализированные для отдельных видов организмов формы поведения развиваются в определенные сроки согласно генетической «программе». Сроки развития, уровень физиологического состояния, некоторые взаимоотношения функций могут быть изменены «ранним обучением», «ранним опытом», импринтингом. Но это не вносит коренных изменений в специфичность видового поведения, в специфичность регуляций его физиологических функций. Более тонкие сдвиги функций целого организма, а иногда и целых популяций видов возникают в процессе обучения — образования условных рефлексов, имеющих свои особенности формирования, проявления и выпадения на разных стадиях онтогенеза. Формирование этих приобретенных взаимоотношений со средой развития животного происходит в связи с особенностями каждого из действующих факторов среды — адекватностью раздражителя (Бирюков, 1960б). Конечно, все поведение животного и его реакции на изменения во внутренней и внешней среде нельзя объяснить только наличием определенного числа натуральных условных и безусловных рефлексов. Здесь имеют место и циклические изменения в организме, не только охватывающие общее состояние воз-

будимости центральной и периферической нервной системы (сон и бодрствование) и гормональный фон, но и определяющие некоторую «энергию» ответа и состояние отдельных систем организма. Этот вопрос в примитивной форме был поставлен старыми физиологами и психологами — Ферворном, Мак-Дугаллом, Толманом, а в более позднее время — основателями этологической школы Лоренцем и Тинбергеном.

Хорошо известно, что эта «энергетическая» точка зрения, трактующая явления утомления и торможения как истощение органов и систем, была подвергнута уничтожающей критике в работах школы Введенского—Ухтомского. Ближе к ней в истолковании явлений торможения и снижения активности находилась школа И. П. Павлова и особенно концепция Ю. В. Фольборта.

Сейчас эта дискуссия представляет, как нам кажется, уже исторический интерес. Можно указать на ряд примеров, когда, действительно, количественное уменьшение резервов организма приводит если не непосредственно, то опосредованно к снижению функциональных ответов. Это можно видеть при повторном выведении из состояния сна (гипотермии) летучих мышей, сопровождающемся снижением электрической активности и уменьшением содержания макроэргов в тканях (Иванов, Давыдов, 1963; Dryer, Paulsrud, 1966). Снижение содержания глюкозы в крови можно наблюдать при утомлении, развивающемся в результате длительной мышечной работы (Karpovich, 1959). В нейронах центральной нервной системы некоторые иследователи наблюдали снижение содержания РНК в результате формирования условного рефлекса (Меерсон, Кругликова, 1966; Воронин и др., 1968; Семешина, 1971а).

В нашей лаборатории подобные факты установлены при выходе животных из зимней спячки (Семешина, 1971б); при завершении фаз игровой деятельности молодняка (Давидовская, 1971); при выходе из гипотермии (Пивень, 1971). Как бы сложны ни были проявления отдельных форм деятельности или регуляции отдельных функций, нельзя при этом исключить значение накопления или истощения энергетических потенциалов в отдельных звеньях включаемой или выключаемой из деятельности цепи физиологических реакций.

Следует заметить, что в отечественной физиологической литературе в настоящее время все чаще появляются термины энергия реакции, энергетическая характеристика нервного акта, наконец, представление о физиологическом состоянии, которое проецируется в потребность организма.[1] Эта потребность должна быть признана как отражение некоторой потенциальной энергии системы, функция которой может быть изучена и количественно охарактеризована (Анохин, 1968; Симонов, 1971; Судаков, 1971, и др.). При этом принципиально безразлично, регистрируется ли

[1] Ср. аппетенцию Крэга (Craig, 1918).

этот потенциал в эффекторных системах, в центральных регулирующих системах, непосредственно или при помощи обратной связи (включая и акцептор действия Анохина). Эта сторона дела нам кажется особенно заслуживающей внимания. Ведь сама регистрация поведенческого акта, его параметров, частоты повторения и т. д. еще не может охарактеризовать затраченную на него энергию, количество нервных и мышечных элементов, вовлеченных в реакцию, а равно и то гуморальное звено, которое может быть весьма различным в разных жизненных ситуациях. На это в свое время неоднократно указывал А. А. Ухтомский. К сожалению, современная техника проведения экспериментов, включая определение медиаторов в центральной нервной системе, химических изменений в нейронах, очень далека от возможностей проведения опытов в естественных условиях жизни животных и тем более в жизни и деятельности человека. Поэтому изучение на субклеточном уровне часто ограничивает возможность последующего синтеза явлений на уровне целостного организма. В современном учении о поведении этологическое направление приобретает все возрастающее значение и потому, естественно, проявляется интерес к оценке этого направления в общем круге биологических наук и в учении о поведении.

В нашей стране появление собственно этологических исследований следует отнести к первой четверти текущего столетия. Работы В. Фаусека (1906), А. Н. Северцова (1922) и особенно В. А. Вагнера (1924—1929) содержат огромный материал, характеризующий поведение животных в естественных условиях жизни. Получившая в первый период после Октября интенсивное развитие зоопсихология продолжила лучшие традиции прошлых лет в исследовании поведения. Однако резко выраженные виталистические тенденции предшественников современной западной этологии (Uexküll, 1921), гештальтистов (Келлер, 1930) и других оттолкнули основную массу советских ученых от этого направления. К тому же основоположники современной этологии (Лоренц, Тинберген, Хайнд и др.) резко выступили против рефлекторной теории Сеченова—Павлова, являющейся в нашей стране на протяжении многих лет путеводной нитью развития физиологических исследований на целостном организме.

Мы поставили своей задачей в настоящей книге критически рассмотреть теоретические, философские позиции этологов и тот огромный фактический материал, который сильно расширил наши знания о поведении животных и открыл новые возможности для физиологического изучения этих до сих пор загадочных явлений природы. Для нас совершенно очевидно, что пути исследования эколого-физиологических зависимостей и этологии близко сходятся и еще ближе сомкнутся в будущем. На это было обращено внимание на симпозиуме «Экология и этология» на 16-м Международном конгрессе психологов (Москва, 1966), на это обращают внимание иностранные исследователи, изучавшие развитие уче-

ния о поведении в нашей стране (Cole, Maltzman, 1969; Kovach, 1971).

Однако нельзя забывать, что как этологические, так и эколого-физиологические исследования поведения не только отражают направление исследования (экологическое, эволюционное, популяционное и др.), но и ограничены известным уровнем изучения предмета. Никто не сомневается в том, что современная зоогеография включает в круг изучаемых зависимостей и экологию животных и растений, и экологическую физиологию животных и растений, и даже процессы, происходящие в организме на молекулярном уровне. Никто не может требовать от зоогеографа истолкований наблюдаемых им законов на субклеточном или молекулярном уровне, а равно и эколого-физиологических доказательств. Однако бурно развивающиеся области биогеоценологии и запросы других биологических наук, связанных с комплексным изучением жизни, несомненно будут содействовать сближению многих до сих пор еще далеко отстоящих областей знания по методу поиска новых фактов и их обобщения.

Глава I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ И СОВРЕМЕННАЯ ЭТОЛОГИЯ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭТОЛОГИИ И ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ КАК НАУКИ

Изучение поведения во всех его многообразных аспектах претерпело за последние 25—30 лет значительную эволюцию. Уже к началу нынешнего столетия вполне определилось направление в изучении поведения, которое на основе эволюционных идей Дарвина поставило задачей объективное исследование отдельных реакций животных, возникающих в ответ на отдельные раздражители. Этот прием исследования давал в руки экспериментатору возможность строгого количественного сопоставления между воздействием на организм и его ответом на этот раздражитель. Практически этот принцип одновременно был применен в школе И. П. Павлова, американским исследователем Лёбом и большой группой американских психологов, получивших общее наименование бихевиористов (Торндайк, Лешли, Толман и др.).

В нашей отечественной науке теоретические построения И. М. Сеченова о рефлексах головного мозга были широко использованы И. П. Павловым и его последователями, а экспериментальные исследования английского физиолога Шеррингтона легли в основу толкования особенностей поведения, исходя из данных о функциях центральной нервной системы.

Изучение поведения животных и человека, с учетом отдельных изолированных реакций животного, открыло исключительные возможности для сопоставления реакций на внешнюю среду на всех уровнях филогенеза от амебы до человека и тем самым привлекло внимание большого числа ученых у нас в Советском Союзе и за рубежом.

Интерес к этим исследованиям повышался еще и в связи с тем, что в отличие от многих направлений в зоопсихологии изучение поведения животных строго объективным методом гарантировало от необоснованного антропоморфистского истолкования наблюдаемых явлений. «Чувства», «эмоции» и «разум» животных не только оставались вне круга научных наблюдений, но и стали рассматриваться как явления, которые свойственны лишь человеку и не могут быть изучены на животных.

В то же время в физиологии появились исследования, которые были направлены на выявление материального субстрата таких

проявлений жизни животных, как эмоции. Замечательные работы, выполненные в этом направлении американским физиологом В. Кэнноном, обнаружили полное совпадение реакций, наблюдаемых на животных и на человеке. Эти факты были затем широко распространены на физиологические и патологические процессы в организме Селье и его последователями.

Однако все эти исследования, включая проявления высшей нервной деятельности и явления обучения и формирования памяти, проводимые обычно в лаборатории, оставляли без внимания огромное разнообразие поведенческих актов, форм деятельности, наблюдаемых в животном мире на всех этапах его эволюции. Если вопросы эволюции формы и физиологических функций животных заняли ведущее место в биологии и физиологии первой половины текущего столетия, то изучение эволюции поведения как отражения функции мозга и функций гормонального аппарата не только выпало из поля зрения физиологов, занимавшихся поведением, но и не было обеспечено разработкой соответствующих методов исследования. Обширные исследования высшей нервной деятельности в ее эволюции, произведенные в лаборатории Л. Г. Воронина, привели к весьма важному и вместе с тем неутешительному выводу, что картина образования временных связей условных рефлексов является довольно однотипной на всех этапах эволюции животного мира (Воронин, 1965). Тем самым было достаточно ярко продемонстрировано, что изучение только одних приобретенных в течение индивидуальной жизни форм поведения не только не может вскрыть закономерностей формирования в эволюции всего многообразия их в природе, но и не может быть интегральным, обобщающим методом изучения поведения животных. Физиологический анализ на этом уровне оказался беспомощным перед сложностью проблемы, и сегодня положение И. П. Павлова о том, что поведение животного и его высшая нервная деятельность суть явления тождественные, можно рассматривать только в историческом аспекте. В настоящее время в понятие (учение) о высшей нервной деятельности входит и сложная система корково-подкорковых отношений, отражающая и генетически обусловленную базу любых форм поведения.

Такое положение объективного научного метода изучения поведения привело к образованию своего рода «вакуума», который должен быть заполнен прежде всего расширением методов исследования, а главное, охватом гораздо большего материала, гораздо большего количества сложнейших взаимоотношений в природе, нежели это позволяло учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности и учение американских психологов о поведении, которые также стояли на позициях объективного изучения поведения животных и человека.

Заполнение «вакуума» произошло вслед за призывом известного австрийского орнитолога Лоренца возвратиться на новой основе к работам Дарвина и начать систематическую работу по де-

тальному изучению врожденных форм поведения животных, сопоставляя их и каталогизируя, подобно тому, что было проделано зоологами-эволюционистами всего мира в отношении морфологии, систематики и экологии животных.

Таким образом, главным объектом изучения возникшего научного направления — этологии стало врожденное поведение и проявления того, что еще в работах Дарвина было четко охарактеризовано как инстинкт.

Этологическое направление было теоретически обосновано в работах Лоренца (Lorenz, 1935, 1937, 1957, 1961), Эйбл-Эйбесфелдта (Eibl-Eibesfeldt, 1950, 1955, 1958), Тинбергена (Tinbergen, 1955), Торпа (Thorpe, 1956, 1961), Шлейдта (Schleidt, 1962, 1964), Шовена (Chauvin, 1960, 1972) и мн. др.

Особенно важно то обстоятельство, что этология явилась ядром, вокруг которого начали концентрироваться исследования, оснащенные современной техникой, приемами создания математических моделей, математическим анализом сложных форм поведения, не говоря уже о многих нейрофизиологических и нейрохимических приемах изучения деятельности организма.

Создатели этологического направления резко выступили против рефлекторной теории поведения, в равной мере развиваемой в учении И. П. Павлова и в работах многих психологов, и это вызвало научную полемику. В нашей отечественной литературе появился ряд критических статей по поводу теоретических позиций этологов (Смирнов, 1952; Бирюков, 1960б). Критические замечания содержались также в работах А. Н. Промптова (1956), Л. В. Крушинского (1960), Н. А. Ладыгиной-Котс (1962), а краткое изложение материала и сопоставление его с проблемами экологической физиологии — в работах автора (Слоним, 1961, 1965б, 1967, 1971).

Во всех этих работах авторы касались главным образом методологических основ представлений этологов о значении рефлекторной теории, критики идеалистических представлений, вопросов спонтанного поведения, вопроса неделимости поведения и некоторых других проблем. Между тем современная этология является во многом биологической основой для бионики, кибернетических схем поведения и структуры анализаторов, учения о ритмах и т. д. Между этологией и учением И. П. Павлова о высшей нервной деятельности не только не оказалось ничего общего, но довольно широко распространилось мнение, что эти научные направления в изучении поведения взаимно исключают друг друга. Это, конечно, абсолютно верно при сопоставлении многих идеалистических концепций отдельных этологов с материализмом И. П. Павлова, но никак, разумеется, не может касаться самого богатства научных фактов, добытых этологами-экспериментаторами и имеющих огромное значение для проблемы эволюции поведения, а также использования этих данных в интересах прикладной биологии и педагогики. Поэтому нам казалось вполне уместным остановиться на основных методических и теоретических концепциях

современной этологии и сопоставить их с положениями учения о высшей нервной деятельности.

Современные этологи считают, что основы этой самостоятельной науки заложены Дарвином в его исследованиях об инстинктах и выражении ощущений у человека и животных. Однако как самый термин «этология», так и попытки объективного изучения поведения хотя бы путем внешнего детального его описания, следует отнести еще к исследованиям Реомюра, Бюффона, Ламарка, Ф. Кювье. Термин «этология» встречается в трудах французских энциклопедистов: впервые применен в 1762 г. (Wikler, 1959) и определяется как наука о нравах животных (science des moeurs). Затем этот термин для обозначения детальной характеристики поведения этограммы употреблялся Дженнингсом (Jennings, 1906) и был впоследствии использован бельгийским палеонтологом Долло (Dollo, 1909). Долло, исходя из идей Дарвина и В. О. Ковалевского, создал представление об этологической палеонтологии — учении об ископаемых формах, связывая строение их с поведением организмов.

Однако современная этология ведет свое начало от работ Хейнрота (Heinroth, 1910), Уитмана (Whitman, 1919) и Лоренца (Lorenz, 1937).

Следует указать, что между представителями современной этологии нет единства в основных философских взглядах, поэтому критика всего направления научного исследования не только трудна, но практически невозможна. Однако большой интерес представляют взгляды главы этологического направления Лоренца.

В одной из своих работ Лоренц (1961), с типично неопозитивистских позиций отрицания значения всякой философии, анализирует происхождение учений о философских взглядах на поведение. Лоренц считает, что можно привести три современные философские концепции в толковании поведения организмов. Первая из них — бихевиоризм, опирающийся главным образом на психологию обучения (Lernpsychologie) и отрицающий внутренний мир животного. Этот взгляд ведет, по мнению Лоренца, свое происхождение от философии Декарта. Объективное изучение поведения животных, в свое время столь высоко оцененное И. П. Павловым, однако, критикуется Лоренцем, как ограниченное только вопросами психологии (и физиологии, — *А. С.*) обучения. Лоренц ни слова не говорит об учении о высшей нервной деятельности, но возможно, по его мнению, оно должно войти именно в эту категорию исследований.

Вторую концепцию Лоренц связывает с именем Мак-Дугалла (McDougall, 1912). Она основывается на изучении целенаправленного поведения. Мак-Дугалл считает основой поведения врожденные элементы и отрицает значение физиологических сдвигов в его формировании и проявлениях. Принцип целесообразности положен в основу этого откровенно виталистического взгляда.

Третья концепция намечена Икскюллем в его схемах восприятия окружающего мира и схемах воздействия на этот мир (Merk- und Wirkweltschema). Представления Икскюлля также близки к представлениям о врожденном освобождающем механизме (AAM — angeborener auslösender Mechanismus), описанном Лоренцем еще в прежних работах и столь горячо поддержанном Тинбергеном и другими этологами. Однако Лоренца отталкивает антидарвинизм Икскюлля и также его откровенный витализм. Тем не менее Лоренц считает, что доктрина Икскюлля принесла значительную пользу современной этологии.

Наконец, особое место занимает, по мнению Лоренца, современная этология. Если философия бихевиоризма — это материализм Декарта, Мак-Дугалла и его последователей; пурпозитивизм Аристотеля, Икскюлля — идеализм Лейбница (ограниченность познания внешнего мира), то этология не опирается, по мнению Лоренца, на какую-либо философскую систему и происходит «от одного простого зоолога — Чарльза Дарвина» (Lorenz, 1961).

Важные критические замечания в адрес бихевиоризма, широко использованные этологами, были сделаны американским исследователем Крэгом (Craig, 1918). Он описал целый ряд особенностей поведения животных при отсутствии непосредственного объекта, на который направлено воздействие организма. Эти формы поведения, состояния «особой готовности» к осуществлению того или другого акта, названы Крэгом «аппетентными». Сюда включаются, например, все случаи сложной деятельности, носящей поисковый характер: поиски пищи, особи противоположного пола, партнера по стаду и стае, материала для постройки гнезда и т. п. Это состояние особого направленного возбуждения никак не укладывалось в рамки представлений бихевиористов «стимул—реакция». Оно явилось исходным моментом в пересмотре всего учения о стимуляции деятельности организма, часто называемом психологами мотивацией.

В основе этологического исследования поведения лежит изучение «морфологии поведения» — детальное описание отдельных форм поведения и обусловливающих его механизмов. Многие этологи (Эйбл-Эйбесфелдт и др.) считают, что поведение может изучаться с точки зрения не только физиологических основ, но и психологических, биохимических, нейрофизиологических, морфологических, а также этологических. В этологических исследованиях поведенческие акты принимаются как целостные, неделимые. Главное значение в изучении поведения этологи, например Темброк (Tembrock, 1960), придают нейрофизиологическому, морфологическому исследованию органов чувств. Поэтому часто фактический материал этологов лучше всего может быть использован физиологами. По существу все основные физиологические представления, как например явления доминанты, условные рефлексы, нейросекреторные механизмы, гормональные явления и регуляции, представления о цепных рефлексах (реакциях), широко ис-

пользуются этологами, хотя терминологически многие описания явлений значительно различаются. На практике этологи разделяют также всю деятельность животного на врожденную и приобретенную, но самый принцип неделимости поведения заставляет многих из них (Tinbergen, 1955; Thorpe, 1963, и др.) отказываться от генетически обусловленных и ведущих свое начало от Дарвина представлений.

Далеко не всегда последовательный отказ этологов от принципов рефлекторной теории при объяснении причин возникновения той или иной формы деятельности животных заставил их акцентировать внимание на двух сторонах дела. Во-первых, на тщательном изучении внешних — пусковых и реализующих механизмов поведения и, во-вторых, на эндогенных пусковых механизмах, в числе которых особое место заняли представления о накоплении специфической энергии. Освобождение этой гипотетической энергии путем снятия соответствующих тормозящих механизмов, приводит, по гипотетическим представлениям этологической школы, к осуществлению поведенческого акта или проявлению более сложных форм деятельности.

ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ЭТОЛОГОВ О «ПУСКОВЫХ» И «РЕАЛИЗУЮЩИХ» МЕХАНИЗМАХ

Протекание сложного, характерного для отдельного вида поведения, по Лоренцу и Крэгу, можно представить в виде следующей схемы: аппетентное поведение — побуждающий стимул — иерархия инстинктов — «завершающий акт». Представления об иерархии инстинктов занимают большое место в этологии. В их основе лежат, с одной стороны, данные о строгой последовательности актов в осуществлении инстинктивного поведения, а с другой — ряд данных о существовании определенных нервных центров промежуточного мозга, электрическое раздражение которых вызывает определенный сложный ответ (Гесс, Рожанский, Олдс и др.). Само иерархическое поведение, т. е. строгая последовательность актов поведения, может быть как врожденным, так и приобретенным. Это показано многочисленными исследованиями, о которых речь была выше. Сама иерархия инстинктов заканчивается завершающим актом. Последний как бы определяет необратимость всей цепи; после осуществления завершающего акта вся деятельность заканчивается (Tinbergen, 1955).

При установлении «побудителя» исследователь часто оказывается в затруднительном положении. Так, например, Шовен (1960) указывает, что черный банановый долгоносик в большом количестве скопляется под бананами, на гниющих частях этого растения. Исследователям удалось выделить из гниющих частей банана вещество, которое сильно привлекало этих жуков. Однако, когда попробовали имитировать куски гниющего банана закапыванием под бананы губок, смоченных этим веществом, жуки не

собирались на эту приманку. Оказалось, что для привлечения жуков необходимы два условия: запах вещества и соответствие имеющемуся в банане содержанию воды в приманке. Следовательно, только объединение раздражителей как факторов среды вызывает эффект привлечения насекомых.

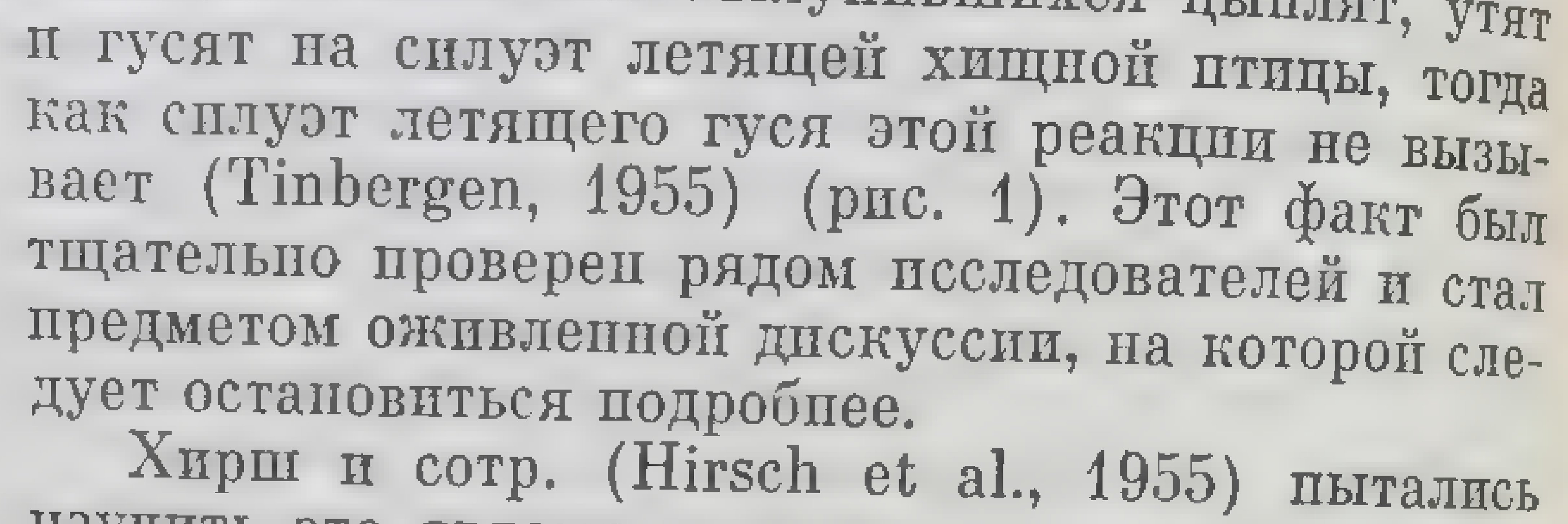
Близкие к этим явлениям факты были получены в нашей лаборатории Э. Р. Уждавини (1960). Работая с жуком-олигофагом — тополевым листогрызом (*Melasoma populi*) — мы обнаружили, что личинки, искусственно изъятые из яиц и никогда не питавшиеся, сразу задерживались только на листьях тополя или осины. Листья всех других растений хотя и привлекали личинок, но удерживали их на своей поверхности очень недолго. Однако при исследовании в специальном садке, где насекомые высаживались на туго натянутую марлю, нигде не соприкасающуюся с растительным субстратом, было замечено, что наибольшее число личинок привлекали совершенно несъедобные для них листья липы. Таким образом, дистантная реакция на химические раздражители у насекомых является более обобщенной, чем контактная. Контактная реакция — опробование жвалами, — подкрепляемая адекватным пищевым веществом, вызывает появление первой в жизни пищевой деятельности. К этой же категории явлений относится, например, дистантная реакция москитов на углекислый газ как на элемент привлечения к объектам питания (животных и человека). Следовательно, реакция на побудитель также является цепной. Цепи рефлексов проявляются на всех этапах осуществления инстинктивной деятельности.

Большую роль в регуляции поведения организмов приписывают гормональным системам. Особенно это касается функции размножения и связанных с ней особенностей поведения, что ярко представлено в исследованиях Бича (Beach, 1947, 1948, и др.). Так, например, введение тестостерона вызывает половую активность у животных до наступления соответствующего полового цикла и до наступления половой зрелости. Прогестерон вызывает гнездостроительную деятельность у белых крыс вне беременности. На опыты Бича этологи обычно ссылаются для объяснения физиологических основ внутренней «готовности» и аппетентного поведения. Здесь уместно напомнить, что А. А. Ухтомский (1923) обратил большое внимание на гормональные механизмы формирования самой доминанты и на возможность ее воспроизведения нервным путем, т. е. путем условного рефлекса. А. А. Ухтомский приветствовал соображения Г. П. Зеленого (1923), высказанные им по поводу соотношений нервных и гормональных факторов, лежащих в основе инстинктивного поведения. Это относится прежде всего к тому, что этологи называют аппетентным поведением.

Не придавая большого значения условнорефлекторным пусковым механизмам, этологи, естественно, много внимания отводят врожденным реакциям и прежде всего так называемым врожден-

ным пусковым механизмам поведения (angeborener auslösender Mechanismus — нем.; innate releasing mechanism — англ.). Эти врожденные механизмы строго специализированы. Раздражитель и раздражаемый объект здесь подходят как «ключ к замку».

Примером такого врожденного поведения с ярко выраженным пусковым механизмом может служить описанная Лоренцем и Тинбергеном и получившая широкую известность врожденная оборонительная реакция только что вылупившихся цыплят, утят и гусят на силуэт летящей хищной птицы, тогда как силуэт летящего гуся этой реакции не вызывает (Tinbergen, 1955) (рис. 1). Этот факт был тщательно проверен рядом исследователей и стал предметом оживленной дискуссии, на которой следует остановиться подробнее.



Хирш и сотр. (Hirsch et al., 1955) пытались изучить это явление экспериментально, но им не удалось получить различных реакций цыпленка на модели гуся и ястреба. Точно так же Роккет (Rockett, 1955), изучая кур и уток, установил, что «короткошеесть» (ястреб) вызывала не больше страха, чем «длинношеесть» (гусь). Тинберген (Tinbergen, 1955) ответил на статью Хирша, указав на ряд неточностей в трактовке данных эксперимента, допущенных Хиршем. Хирш (Hirsch, 1957) ответил в свою очередь Тинбергену на эти замечания. Через два года Мельцак и др. (Melzack et al., 1959) попытались привести в соответствие эти противоречивые данные, систематически используя утят кряквы. Одна группа утят импринтировалась на модель ястреба в течение

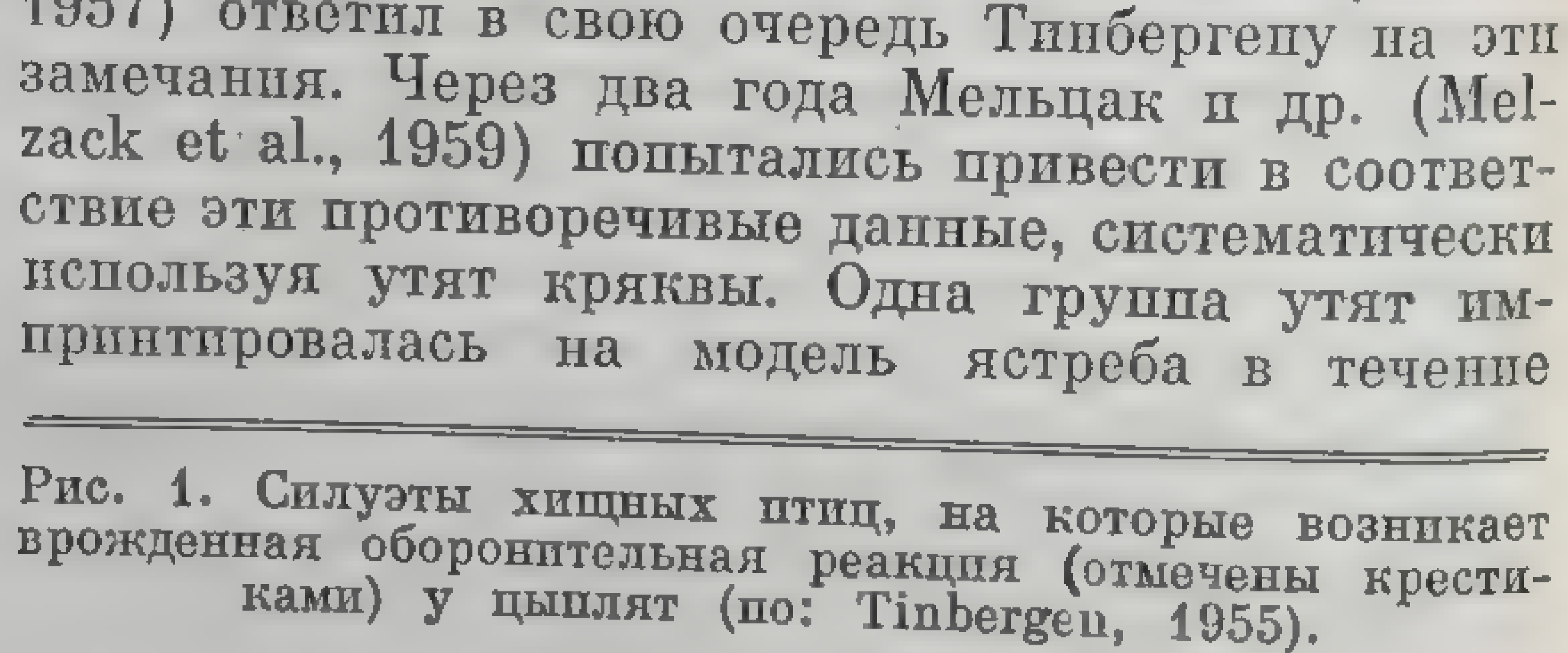


Рис. 1. Силуэты хищных птиц, на которые возникает врожденная оборонительная реакция (отмечены крестиками) у цыплят (по: Tinbergen, 1955).

20 час. после вылупления; затем начиная с 4-го и по 21-й день жизни им показывали по 120 раз в день модель ястреба. Вторая группа таким же точно образом импринтировалась на модель гуся. Контрольная группа в течение всего этого времени находилась в изоляции. Испытания на реакцию страха проводились путем попеременного «проплывания» над головой птиц моделей гуся и ястреба. Кряквы, не имевшие прошлого опыта с моделями (контрольные), проявляли страх по отношению к обеим моделям. Птицы, имевшие опыт, не обнаружили страха ни перед моделью ястреба, ни перед моделью гуся. В одной из серий испытаний контрольные птицы проявили больше страха перед моделью ястреба, чем перед моделью гуся, но привыкание к моделям ликвидировало реакции страха после третьего дня испытаний.

Эти противоречия в результатах были разрешены Мельцаком (Melzack, 1961) в последующей статье, где он определил это поведение крякв как «бдительность». Как у экспериментальных, так и у контрольных крякв наблюдался высокий процент реакций бдительности без оборонительной реакции страха. Была также обнаружена различная чувствительность к очертаниям ястреба и гуся; больший процент ориентировочных реакций на модель ястреба наблюдался при ее движении непосредственно над головами птиц, но ориентировочная реакция на модель гуся, перемещаемую под углом 60—70° к клетке птиц, была еще большей. Следовательно, образование импринтинга на модель ястреба или гуся вызывает адаптированное поведение утят.

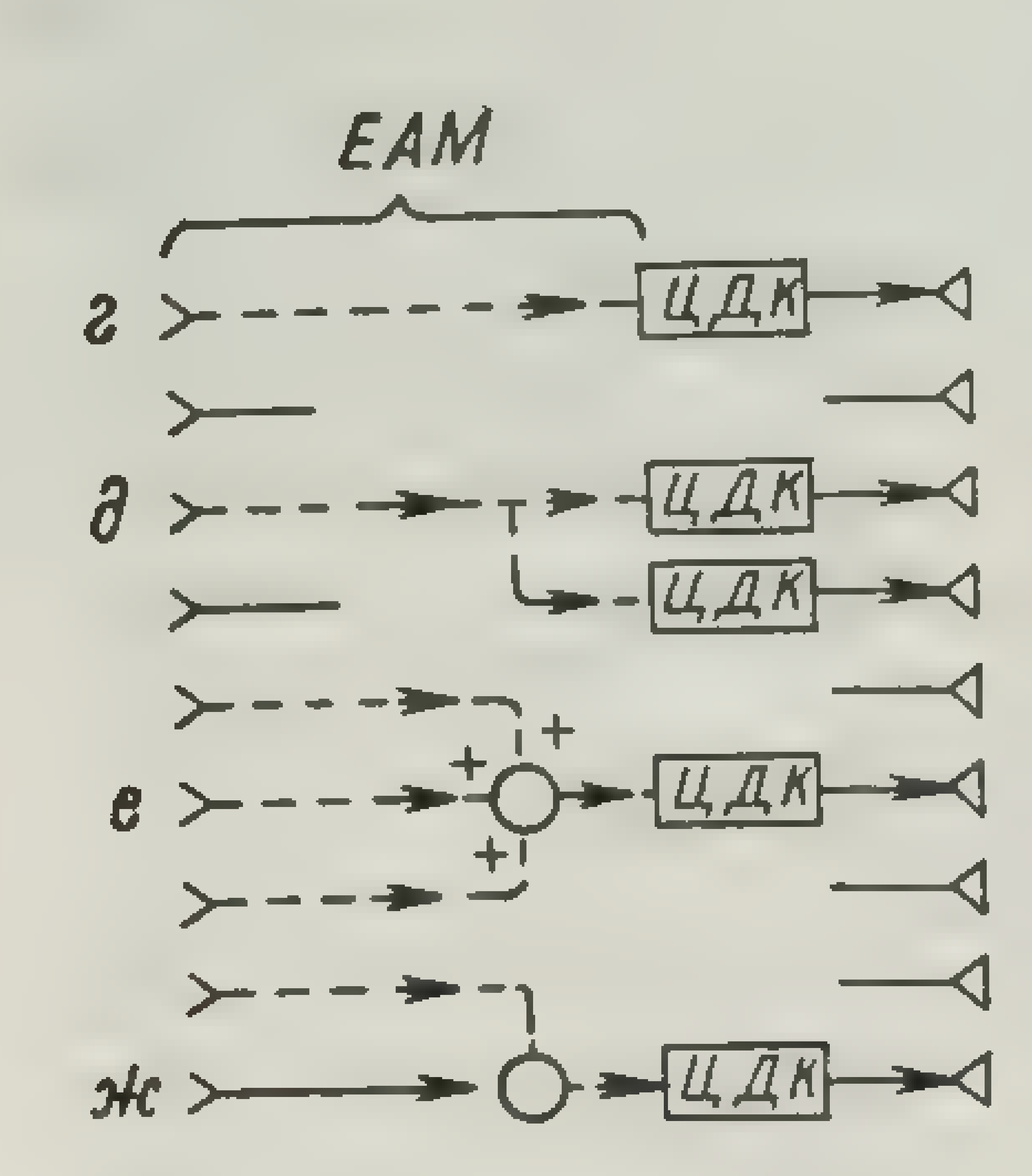
Таким образом, выявлена хорошо выраженная ориентировочная реакция у всех птиц, как импринтированных, так и контрольных. Однако у контрольных птиц иногда реакция страха на модель ястреба оказывалась повышенной. Следовательно, врожденный пусковой (реализующий) механизм выражен довольно слабо, легко маскируется опытом, даже в случае импринтинга, т. е. без всякого подкрепления. Примерами врожденного пускового механизма могут служить реакция поднятия головки при затемнении у новорожденного ягненка (см. гл. II, стр. 44); врожденная положительная реакция грызунов на нору или ее имитацию (непрозрачную трубку); врожденные, хотя и развивающиеся в более позднем возрасте реакции закапывания, свойственные степным видам, и т. д. (Кучерук, 1959).

Эйбл-Эйбесфелдт (Eibl-Eibesfeldt, Kramer, 1958) указывает, что эти врожденные реакции не всегда строго специализированы и приобретают более узкую специализацию в процессе обучения, т. е. при образовании соответствующих условных рефлексов. Таким образом, вопрос о динамике развития пусковых механизмов поведения, по данным этологов, мало чем отличается от взглядов сторонников рефлекторной теории. Факты подчас не позволяют этологам обходиться даже без термина «условные рефлексы».

Значительный шаг вперед по сравнению с представлениями о «врожденном освобождающем механизме» Лоренца и Тинбергена представляют обобщения Шлейдта (Schleidt, 1962). Шлейдт подробно рассматривает взгляды на рефлекторную теорию формирования поведения, начиная с Декарта. Он определяет побудителя (releaser) как некоторое функциональное единство, т. е. как сочетание врожденного и приобретенного. В приводимой им схеме элементы приобретенного расположены в порядке возрастающей сложности. При этом различаются следующие возможности: селекция определенных раздражителей, их интеграция, образование связи между раздражением и реакцией, зависимость от «настройки» (Stimmung — нем.) и накопление механизмов, связанных с обучением. Шлейдт предполагает наличие 4 степеней формирования «освобождающего механизма — побудителя: 1) «освобожда-

ющий» механизм (АМ), основанный на структурных особенностях организма в соответствии с уровнем и стадией онто- и филогенеза животного; 2) врожденный «освобождающий» механизм (ААМ), вызванный строго определенными ситуациями у животного, лишенного всякого жизненного опыта; 3) приобретенный «освобождающий» механизм (ЕАМ) — приобретенный в онтогенезе, коррелирующий врожденные реакции (этот механизм включает проявление импринтинга и раннего опыта — early experience); 4) дополненный опытом приобретенный «освобождающий» механизм (ЕААМ) — сочетание всех предыдущих плюс все индивидуальные наслоения обучения и опыта (рис. 2).

При изучении побудителей возникает очень интересный вопрос о значении сложения раздражителей, их суммирования по конечному физиологическому эффекту. Это вопрос огромной теоретической и практической важности (поскольку речь идет о суммации разнородных раздражи-



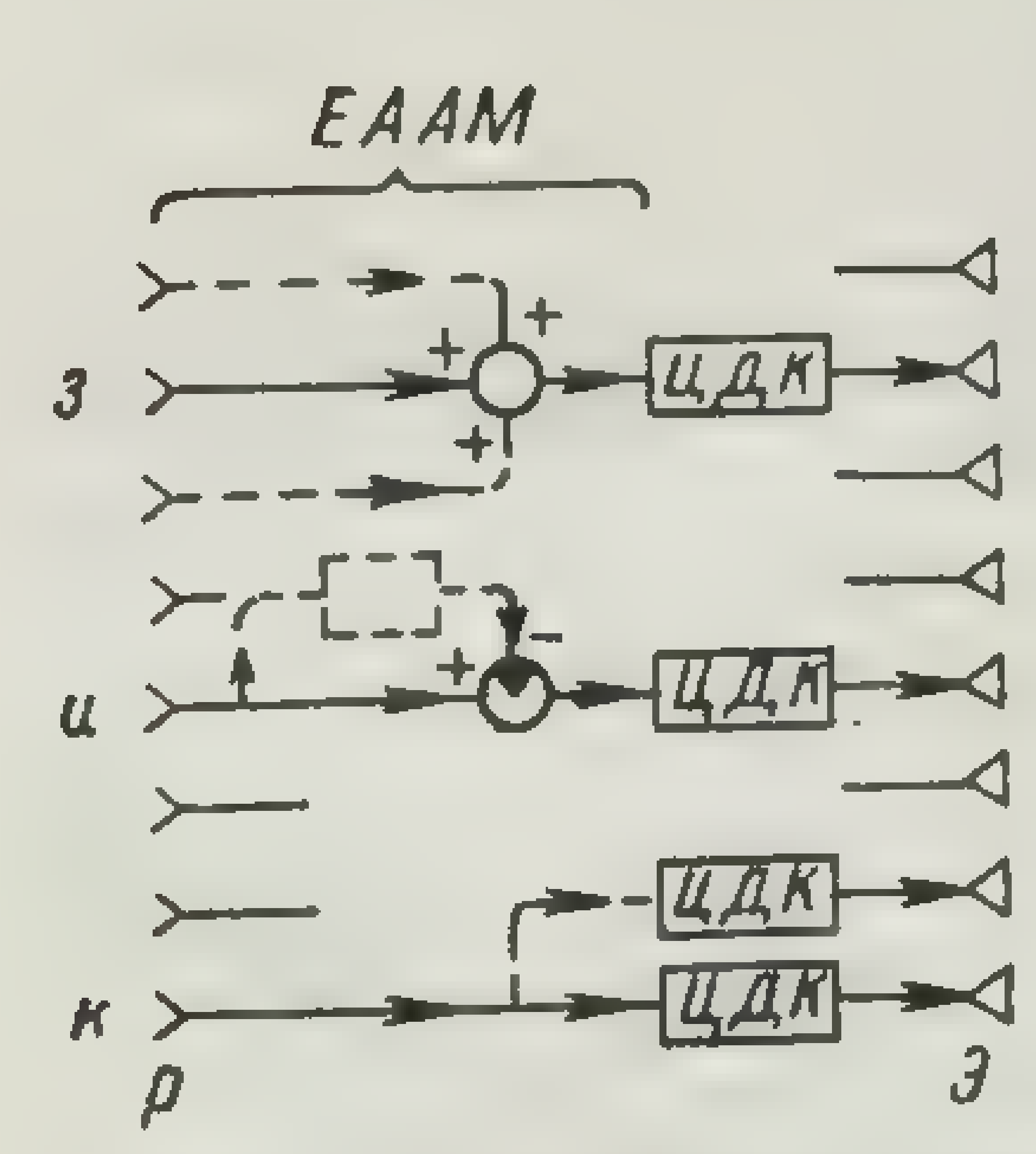


Рис. 2. Схема формирования сложных форм поведения (по: Schleidt, 1962).

AAM — врожденный «освобождающий» механизм; *а* — простая врожденная связь раздражения и реакции, *б* — врожденная связь раздражения с двумя реакциями, *в* — врожденная связь трех раздражений с одной реакцией; *EAM* — приобретенный «освобождающий» механизм: *г* — приобретенная путем обучения простая связь раздражение—реакция, *д* — такая же связь раздражение—две реакции, *е* — такая же связь три раздражения — одна реакция (возможно формирование образа на основе многочисленных раздражений), *ж* — связь одно раздражение — одна реакция, которая первоначально могла быть вызвана ААМ (на этой стадии онтогенеза действие ААМ маскируется — импринтинг); *EAAM* — дополненный приобретенным опытом «освобождающий» механизм: *з* — развитие ААМ путем обучения (связь с дополнительными раздражениями — условными реакциями), *и* — ограничение ААМ вследствие уменьшения избирательной чувствительности при повторном раздражении (привыкание), *ж* — развитие ААМ путем обучения (включение других реакций). *Р* — рецепторы, *Э* — эффекторы, между ними ЦДК — центральные двигательные координации. *Сплошные толстые линии* — врожденные части АМ; *пунктир* — дополненные в процессе онтогенеза; *сплошные тонкие линии* — сенсорные и нервные влияния, лежащие вне АМ. *Стрелки* показывают направление протекания возбуждения.

телей, составляющих биологически сложный, но адекватный раздражитель); он прекрасно иллюстрирован в знаменитых павлов-

ских кривых желудочного сокоотделения. Сходные явления суммирования раздражителей наблюдала Р. П. Ольнянская (1949б) в нашей лаборатории при изучении специфического динамического действия пищи. Наконец, мы имели возможность в работе Э. Р. Уждавини (1958а) наблюдать суммирование действия таких раздражителей, как теплая поверхность и прикосновение мордочкой новорожденного щенка к шерсти до первого кормления при изучении слюноотделения из подчелюстной железы. Есть основания полагать, что в пределах параметров раздражителей, обычно действующих в природе, имеет место относительно простое суммирование этих раздражителей. Это лучше всего наблюдается на эффекторах, деятельность которых может быть учтена количественно. Нужно сказать, что этологи уделяют этому вопросу незаслуженно мало внимания.

Переняв от исследователей-бихевиористов принцип изучения поведения «стимул—реакция», современные этологи большое внимание уделяют роли отдельных раздражителей, связанных с природными комплексами, распределению этих раздражителей во времени и пространстве. Особое значение придается раздражителям-стимулам, вызывающим полное осуществление реакции, имеющей биологическое значение. Вместе с тем допускается повышение избирательности врожденного пускового механизма в процессе обучения (Эйбл-Эйбесфелдт, 1955; Schleidt, 1962).

Последнее десятилетие характеризуется резким подъемом интереса физиологов к проблемам гомеостазиса, поддерживаемого не только путем изменений вегетативных функций — дыхания, выделения, кровообращения и т. д., но и путем изменения поведения организма. Это направление исследований включает ряд широко используемых методических приемов: изучение так называемых преферендумов — предпочитаемых условий среды, объектов питания, объектов стадного (стайного) поведения, объектов полового поведения и др. Сюда же относится выбор условий для постройки гнезд, нор, убежищ, условий выращивания молодняка.

Собственно гомеостатическим реакциям поведения посвящены исследования в области поведенческой терморегуляции, а также газового преферендума у человека и животных (Бреслав, 1970; Ольнянская и Щеглова, 1971). Эти формы поведения заслуживают того, чтобы остановиться на них более подробно (см. гл. IV). Значительно больше сделано этологами в области изучения ритмических процессов в организме.

Явления спонтанной активности центральной нервной системы и основанные на ней представления о спонтанных (не обусловленных влияниями из внешней или внутренней среды) реакциях организма получили значительное подтверждение и развитие в исследованиях ритмической организации поведения (см. гл. V).

Представления о суточном ритме, сезонном ритме, приливном ритме как о реакции животного организма на **периодические из-**

менения во внешней среде формировались на протяжении XIX столетия. Этой же точки зрения придерживались и последователи И. П. Павлова (Быков, 1942; Быков, Слоним, 1960), опирающиеся в своих представлениях на хорошо изученное в школе И. П. Павлова явление — условные рефлексы на время.

Однако уже в ряде эколого-физиологических исследований (Калабухов, 1939, 1940, 1950; Филатова, 1949; Щеглова, 1952) было показано, что внешние воздействия в весьма различной мере определяют суточный цикл активности у животных разных видов. К этому же выводу пришла в своих исследованиях и О. П. Щербакова (1937, 1938, 1949), сопоставлявшая возможности изменения фаз суточного ритма у млекопитающих разных видов.

Начиная с 50-х годов текущего столетия появилась большая серия работ Ашоффа и сотр. (Aschoff, 1964; Aschoff et al., 1969), установивших, что при полном выключении ритмических воздействий из внешней среды организм способен сохранять внутренний (эндогенный) ритм, слегка смещающийся в сторону солнечного суточного цикла (земного времени), но поддерживаемый внутренней регулирующей системой организма. Эти исследования оказали огромное влияние на все учение о ритмических процессах в организме и явились основой современной биоритмологии. Следует указать, что центром этих исследований является Институт физиологии поведения в ФРГ, являющийся одновременно и центром этологических исследований в Европе (Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie. Seewiesen.; подробнее см. гл. V).

НЕРВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ПРЕДСТАВЛЕНИЯХ ЭТОЛОГОВ

Основной теоретической предпосылкой этологов (Лоренц, Тинберген, Эйбл-Эйбесфелдт, Шовен, Торп и др.) является отказ от принципов рефлекторной теории. Эта точка зрения в равной мере отделяет их как от психологов (главным образом американских школ), так и от последователей павловского учения. Сложные и последовательно развивающиеся механизмы, вызывающие реакцию животного, этологи рассматривают как проявление особых свойств нервной системы. Придавая исключительное, преимущественное значение врожденным механизмам поведения, этологи резко отграничивают себя как от физиологов, так и от психологов, поскольку и те и другие ставят во главу угла рефлекторную теорию и механизмы временных связей (обучения). Отсюда требование этологов — проводить исследование по возможности в естественной обстановке жизни животных, на многих видах диких животных. Объектом исследования являются как врожденные реакции, так и способность на их основе приобретать новые в процессе обучения. Именно способность к образованию новых форм

поведения и сами формы приобретенного поведения являются объектом исследования этологов. Это, по их мнению, позволяет сосредоточить внимание на внутренних процессах, происходящих в организме, и рассматривать рефлекторный механизм как частный случай, далеко не всегда определяющий протекание реакций организма.

Механизмы поведения животных этологи видят в возбуждении и разрядке соответствующих нервных центров. Эти центры могут возбуждаться под влиянием действия раздражителей (условных или безусловных), а также в результате накопления (аккумуляции) энергии при длительной бездеятельности центра. Эта точка зрения, высказанная Лоренцем (1935, 1937) остается неизменным постулатом в трактовке результатов всех этологических исследований. Гипотетическая «зарядка» центров определяет порог возбуждения данной реакции и особенности ее протекания.

Гипотетические представления о «центрах» этологи строят на основании некоторых данных современной нейрофизиологии и прежде всего на явлениях ритмической «спонтанной» активности нервных центров. Как известно, ритмические проявления возбуждения в центральной нервной системе были впервые обнаружены И. М. Сеченовым (1882) в продолговатом мозгу лягушки, а затем подтверждены Эдрианом и Бьютендайком (Adrian, Buytendijk, 1931) на продолговатом мозгу золотой рыбки. Наличие электрической спинномозговой активности было обнаружено Кате Тен (Cate Ten, 1936), а также И. С. Беритовым и А. В. Ройтбаком (1947а, 1947б). Примененная в опытах Беритова и Ройтбака деафферентация не устраняла полностью этого «спонтанного» ритма. Последний исчез только после перерыва связи между спинным и головным мозгом. Оказалось также, что и спонтанный ритм продолговатого мозга золотой рыбки зависит от температурной адаптации, потребления кислорода мозгом, частоты дыхательных движений. Все это не позволяет считать упомянутые ритмы независимыми от внешних, в том числе и рефлекторных, влияний.

Однако ссылки на спонтанную активность некоторых образований центральной нервной системы являются только одной стороной доказательств, на которые опираются этологи в своем отрицании рефлекторной основы поведения. Другой, не менее важной стороной дела являются вопросы так называемой реафферентации или обратной афферентации. Впервые эти факты были получены Вейсом (Weiss, 1941), установившим, что головастики сохраняют способность плавать и после разрушения задних корешков спинного мозга. Хольстом (Holst, 1936) и Лиссманом (Lissmann, 1946) обнаружена способность акул плавать при практически полной деафферентации с сохранением только двух сегментов, идущих от задних корешков к грудным плавникам. Грэй и Лиссман (Gray, Lissmann, 1946) обнаружили у личинок жаб способность к плаванию при полной деафферентации с сохранением целости лабиринтов.

Хольст (Holst, 1935, 1936, 1937) обнаружил у дождевого червя при денервации только одного сегмента затухание волнообразных движений, возникающих в головном сегменте, и восстановление их в хвостовом в точной координации с головным. То же самое можно было наблюдать и при фиксации центральной части тела угря. По Хольсту и Миттельштедту (Holst, Mittelstaedt, 1950), принцип реафферентации состоит в том, что работающая мышца является источником импульсов (реафферентные импульсы). Таким образом, раз начавшаяся деятельность имеет возможность продолжаться за счет собственных сигналов сокращающихся мышц. Этот принцип можно, разумеется, распространить и на другие органы и системы, принимающие участие в осуществлении данной деятельности.

В этом отношении интересны соображения, высказанные Редером (Roeder, 1953), работавшим на нервной системе насекомых и обнаружившим ряд центров спонтанной активности. Редер считает, что между центрами рефлекторной и спонтанной активности существуют лишь количественные различия. Эти различия он сводит к уровню их возбудимости, благодаря чему всегда имеется возможность большего или меньшего возбуждения в нервных центрах под влиянием внутренних или внешних факторов.

Однако если положение о зарядке центров еще может отвечать многим представлениям И. М. Сеченова, И. П. Павлова и А. А. Ухтомского как показатель наличия энергетических потенциалов нервных клеток или как показатель их работоспособности и лабильности, то совершенно необъяснимым является представление Лоренца о так называемой «реакции в пустоте». Под реакцией в пустоте Лоренц понимает самопроизвольное возникновение физиологического акта (возбуждения органа или системы), вызванного исключительно накоплением потенциалов в клеточных элементах нервной системы. Эти потенциалы освобождаются устранением соответствующего запирающего механизма. Вся эта сложная система может быть пущена в ход, как указывалось выше, при помощи врожденного растормаживающего механизма (angeborener auslösender Mechanismus), выключающего определенные центры — «замки» — по типу открывания их «ключом». Шлейдт (Schleidt, 1964) на основании исследований поведения у индюков приходит к выводу, что у них имеется ряд непериодических, спонтанных, врожденных поведенческих актов (Erbkoordinationen), как «кулдыканье» и «надувание». Частота возникновения этих явлений для надувания более высокая, чем для кулдыкания (в среднем от 5 до 130 сек. для кулдыкания и от 9 до 180 сек. для надувания). Такие факторы, как сон, акустические раздражители, не оказывают влияния на эти, по мнению Шлейдта, спонтанные акты поведения.

У индюка, лишенного слуха в результате экстирпации ductus cochlearis, кулдыкание и надувание остаются неизменными. Распределение интервалов между кулдыканием осталось неизменным

только у одного индюка из подопытной группы, тогда как у остальных четырех, также лишенных слуха, наблюдалось значительное сокращение интервалов.

Изучение отдельных движений кулдыкания и надувания и статистическое рассмотрение этих врожденных координаций приводит автора к выводу, что эти акты возникают спонтанно. Само собой разумеется, что признание спонтанности таких форм поведения является сугубо условным, так как совершенно неясно, в результате каких периодических изменений в организме они возникают. Однако эта спонтанность, т. е. частота их возникновения, мало зависит от внешних и внутренних влияний, и с этой стороны изучение механизма таких свойственных виду «врожденных» координаций представляет большой интерес.

Само представление о центрах в понимании этологов, в отличие от психологов и зоопсихологов, весьма ограниченно доказывается наличным экспериментальным материалом. Обычно имеются в виду центры промежуточного мозга, раздражение которых у млекопитающих вызывает определенные формы поведения: акт еды и питья, сна или бодрствования, оборонительные реакции и т. д. (исследования Гесса, Брюджера, Андерсона, Рожанского, Когана и др.). По-видимому, ряд таких реакций можно наблюдать при раздражении определенных участков центральной нервной системы у представителей разных позвоночных и беспозвоночных (Huber, 1960).

О КРИТИКЕ СОВРЕМЕННОЙ ЭТОЛОГИИ

Современные исследования этологов охватывают очень большую область поведения организмов в природе и частично в условиях эксперимента. Несмотря на отсутствие каких-либо определенных концепций, подтвержденных экспериментально, это направление привлекает на Западе все больше внимания не только зоологов, но и физиологов, особенно работающих в области сравнительной физиологии. Поэтому критическое рассмотрение этологических позиций должно учитывать запросы экспериментальной зоологии, полевой экологии, генетики, животноводства и других областей биологии, не говоря уже о физиологии высшей нервной деятельности.

Критика положений современных этологов, как отечественная (Смирнов, 1952; Бирюков, 1960а, 1960б), так и зарубежная (Lehrmann, 1953; Dembowski, 1959), с этой точки зрения не может считаться удовлетворительной, так как она полностью отбрасывает сложную и часто хорошо продуманную систему исследований, основанную на достижениях биологов и физиологов многих поколений.

Критический разбор Лерманом (Lehrmann, 1953) концепции Лоренца основан на полном отрицании существования врожденных реакций. Предположения о внутриутробном «обусловлива-

ний», выдвигаемые Лерманом, не имеют под собой достаточных экспериментальных доказательств. Точно так же нельзя считать правильной позицию Дембовского, отбрасывающего самый термин «инстинкт» как наследственный элемент поведения только на основании возможности «тренировки» в эмбриональный период.

Критика теоретических построений этологов советскими физиологами Г. Д. Смирновым (1952), Д. А. Бирюковым (1960а) и отчасти А. Н. Промптовым (1956) и Л. В. Крушинским (1960) касается главным образом методологических ошибок. Эти авторы не пытались использовать большой материал, добытый этологами с помощью вполне объективных методов исследования.

Основной предпосылкой этологических исследований является, с нашей точки зрения, непоследовательная позиция в оценке ведущей роли рефлекторных механизмов в формировании актов поведения организмов. Основываясь на данных о спонтанной возбудимости некоторых отделов центральной нервной системы, этологи говорят о недостаточности рефлекторной теории для истолкования, например, явлений аппетентного (целенаправленного) поведения. В то же время этологи утверждают, что в отдельных случаях как условные, так и безусловные рефлексы могут иметь значение в формировании поведения. Это приводит к тому, что, по признанию одного из ведущих этологов — Эйбл-Эйбесфелдта (Eibl-Eibesfeldt, Kramer, 1958), этологи пока еще не создали своей всеобъемлющей теории.

В этом плане представляет интерес позиция некоторых советских этологов, высказывания которых появились в самые последние годы.

Так, Е. Н. Панов (1969) считает, что обвинения этологов в механизме и идеализме, в отрицании анализа и синтеза имеют голословный характер и что приемы анализа и синтеза используются этологами так же, как в «павловской рефлексологии» (Sic, — *А. С.*). Нет необходимости оспаривать эти утверждения, на них лучше всего отвечают сами этологи, отстаивая положение о неделимости явлений поведения.

Следует отметить, что изучение явлений импринтинга не относится к заслугам этологической школы. Само явление было открыто и впервые описано Шпальдингом (Spalding, 1872) и затем детально изучено в эксперименте, с применением ряда методов исследования. Едва ли сейчас, после огромной работы, проведенной в этом направлении американскими психологами, можно отрицать механизм условного рефлекса в основе формирования импринтинга, включающего как двигательное поведение, так и регуляцию вегетативных функций.

Серьезный разбор проблем этологии принадлежит советскому исследователю К. Э. Фабри (1967), рассматривающему в короткой статье многие вопросы этологии в сопоставлении с физиологическим и психологическим исследованием поведения. Автор останавливается на точках соприкосновения этологических и

нейрофизиологических исследований, рассматривая последние как неизбежный путь для изучения механизмов сложных форм поведения.

Особенно интересны соображения К. Э. Фабри, касающиеся взаимоотношений этологии и зоопсихологии (сравнительной психологии). Имея общий объект исследования—поведение, этология и сравнительная психология, по мнению Фабри, не могут не различаться в аспектах исследования. К компетенции зоопсихолога К. Э. Фабри относит такие явления, как абстрагирование, память, счет, понимание. Сюда же относится и элементарное мышление. Все эти явления, по справедливому замечанию автора, должны изучаться с позиций ленинской теории отражения, марксистского учения о сознании. К этологии же К. Э. Фабри относит учение о качественной и количественной характеристике поведения, формах поведения, развитие поведения в онто- и филогенезе.

Нужно сказать, что едва ли такое разделение функций оправдано современным развитием науки о поведении, включающей в себя морфологические (в том числе гистологические и гистохимические) исследования, биохимические, эндокринологические, нейрофизиологические исследования, кибернетические, математические и инженерные аспекты. Этологию можно рассматривать как некоторый уровень изучения поведения, весьма важный для решения проблемы эволюции поведения, изучение внутривидовых и межвидовых отношений, вопросов расселения организмов, т. е. вопросов, близко стоящих к проблемам экологии. На этом уровне исследования приемы современной этологии представляются в достаточной мере оправданными. Однако они совершенно не могут быть использованы для решения вопросов о механизмах, лежащих в основе того или другого двигательного акта. Само же явление спонтанности изучается этологами на таком уровне, что не может не вызвать самых серьезных возражений, о чем речь была выше.

Если первые критические замечания в адрес этологии (Смирнов, Бирюков) имели в основном методологический характер, то в новейших исследованиях физиологов эти замечания касаются сопоставлений ранних позиций этологов с современными представлениями нейрофизиологов и психологов. Примером такой критической оценки могут служить замечания в книге К. В. Судакова (1971). Автор, рассматривая теории мотиваций, сопоставляет их с энергетической теорией Мак-Дугалла (McDougall, 1912) и с позицией этологов. Эта энергетическая теория накопления потенциала, стимулирующего последующую деятельность животного, была развита многими исследователями. Она сочетается с представлениями о направляющих факторах внешней среды. В сущности, в этой схеме ярко отражаются исходные позиции этологической школы: факторы «накопления потенциала» и факторы «освобождающие», «реализующие» ту или другую форму деятельности. Энергетический аспект в изучении поведения, столь

широко использованный этологами, оказал значительное влияние на ход мыслей исследователей, принадлежащих к самым разным направлениям в изучении поведения (см. гл. IV).

Эйбл-Эйбесфелдт и Крамер (Eibl-Eibesfeldt, Kramer, 1958) писали, что все этологи убеждены, что у высших животных почти всегда врожденные и приобретенные формы поведения сливаются в единую функциональную систему, которая может изучаться и как изолированные частные системы (физиологически, психологически) и как единая — этологически. В этом положении нельзя не видеть, с одной стороны, желания аналитически изучать инстинктивную деятельность в генетически разнородных элементах, а с другой — отражения положения гештальтистов о невозможности анализа поведения как единого целого.

Некоторые этологи считают, что павловское учение устраняет и нормальные условия среды, в которой развиваются типичные формы поведения. Так, например, известный французский физиолог-энтомолог Рэне Шовен, определяющий этологию как «изучение молярного поведения», в то же время утверждает, что электрофизиология и физиология органов чувств суть только частные стороны этологии, никак не охватывающие ее проблем в целом. Поэтому не случайно и противопоставление аналитического метода исследования синтетическому. «Собака, заключенная в башню молчания, уже не является более собакой» (Шовен, 1960, с. 240). Это не мешает Шовену на страницах той же книги восхищаться исследованием электрических потенциалов нерва, отходящего от части сложного фасеточного глаза мухи или пчелы, и использовать эти данные для объяснения фактов сложного поведения насекомых. Здесь представитель школы «объективного познания», считающий нужным отрицать в равной мере как материализм, так и идеализм, становится явно необъективным в оценке фактов и методов исследования.

Если сделать попытку рассмотреть огромный материал, собранный этологами, с фактической стороны, то обращает на себя внимание следующее обстоятельство.

Основной предмет этологических исследований в природе и в лаборатории — это изучение форм поведения, связанных с размножением, внутривидовыми взаимоотношениями и отчасти взаимоотношениями между видами. Такие формы поведения, как пищевая и пищедобывательная, оборонительная, гомеостатическая, сравнительно мало изучены этологами и представляют предмет исследований физиологов.

Высказанное положение особенно касается зарубежной этологии, но справедливо и для развивающейся отечественной. Это важно при сопоставлении позиций исследователей высшей нервной деятельности и этологии.

Действительно, функции размножения и весьма многообразные, часто строго ритуализированные формы поведения, связанные со всем циклом воспроизведения вида, в меньшей мере, не-

жели пищевые, оборонительные и гомеостатические, «обрастают» временными связями — условными рефлексами — и тем самым лучше поддаются собственно этологическим методам исследования. Можно перечислить немногие известные факты, как поиски полового партнера, стимуляция половых реакций, гнездостроения, где индивидуальный опыт животного (включая и импринтинг) оказывается сколько-нибудь значимым для проявлений деятельности животного.

Совершенно иная картина наблюдается при изучении форм поведения, направленных на сохранение жизни особи (в широком смысле — гомеостатирующего поведения). Здесь изменяющаяся среда представляет значительно больше преимуществ организму, обладающему механизмами быстрой и точной адаптации, т. е. способному реализовать потенциальные возможности питания, обороны (активной или пассивной) или поддержания «должного» состояния внутренней среды в соответствии с реальной обстановкой, с конкретными условиями обитания популяции, с сезонными сдвигами, вмешательством человека (синантропизация) и т. д.

Эти явления — образование натуральных условных рефлексов на формы деятельности, связанные с гомеостазом, — чаще всего регистрируются наблюдателями в природе. Такими сдвигами поведения характеризуется отношение многих животных к механическому транспорту (Носков, 1972), образование искусственных стадных отношений (Салганский, 1947), изменение оборонительных реакций на звуковые раздражители (выстрелы) и изменения пищедобывательных реакций в связи со случайными изменениями условий питания (Формозов, 1972). Эти явления, представляющие не что иное, как образование условных рефлексов — условных рефлексов натуральных, т. е. вошедших в жизненный стереотип животного, при всей их демонстративности не дают ничего нового для анализа ни самих процессов высшей нервной деятельности, ни врожденного компонента, на основе которого эта деятельность формируется. Это же касается и следов импринтирования в определенный чувствительный период развития.

Сейчас ни у кого не вызывает сомнения положение о том, что любая форма поведения включает как врожденные, так и приобретенные в индивидуальной жизни компоненты, и важно выявить относительную роль тех и других. Это труднейший вопрос, решить который, конечно, не смогут очень интересные и подчас увлекательные наблюдения натуралистов в природе.

Нужно отметить, что явления так называемого обусловливания (conditioning) довольно часто встречаются в толкованиях этологов, и это неудивительно, так как временные связи являются универсальным механизмом связи животного с внешней средой на всех этапах эволюции от одноклеточных до человека.

Поэтому можно удивляться положениям, высказываемым французским последователем этологов физиологом Г. Шовеном, (1972) о том, что для этологов понятие условного рефлекса в уз-

ком понимании лишено смысла. Мы убеждены, что это глубокая ошибка, так как исследование условного рефлекса это не только изучение элементарных функций мозга, но важнейший метод изучения целостного поведения животного. Это поведение сопровождается сдвигами в функционировании целого ряда систем — дыхания, кровообращения, обмена веществ и т. д., что, кстати, было предметом детального исследования школы И. П. Павлова (Быков, 1942).

Такая постановка вопроса не мешает Шовену в той же книге отвести значительный раздел подробному изложению учения об условных рефлексах по Павлову. Однако автор не делает никаких попыток использовать эти данные и всю концепцию в целом для анализа приводимого в книге огромного материала, собранного исследователями всего мира. Этологическая концепция неделимости явлений поведения не обещает в этом плане никаких успехов и не поддерживается сегодня огромным большинством исследователей.

Интересно, что при сопоставлении взглядов Лоренца и Павлова Шовен настаивает на необходимости изучать значение естественных раздражителей и их влияние на естественные реакции животного. В качестве примера приводятся опять-таки реакции полового поведения, где, как уже указывалось выше, динамическая стереотипия, т. е. стереотипия, основанная на временных связях, выражена слабее, чем при осуществлении других форм поведения.

Нам представляется, что упорное противопоставление принципов изучения высшей нервной деятельности принципам этологического исследования должно стать достоянием истории. Здесь, по существу, многие вопросы касаются лишь терминологической стороны дела. В этом плане ранее нами (Слоним, 1965б) были сделаны некоторые сопоставления терминов, применяемых при изучении высшей нервной деятельности, с терминами этологов:

Из области ВНД	Из области этологии
доминанта	аппетенция
адекватный раздражитель	врожденный реализующий механизм
«натуральный» рефлекс	импритинг
натуральный условный рефлекс	облигатное обучение
искусственный условный рефлекс	факультативное обучение
уровень возбуждения, тонус нервной системы	зарядка центров
обратная афферентация	реафферентация

В последние годы при изучении поведения в природных условиях многими отечественными авторами применяется новая терминология. Это было ярко выражено в докладах и публикациях Первого всесоюзного совещания по эволюционным и экологическим аспектам поведения животных (Москва, 1972). Некоторые из них безусловно оправданны, так как позволяют очертить явления, которые ранее не были предметом специального изучения.

К их числу следует отнести термин «сигнальная наследственность» (Лобашов, 1967), указывающий на значение обучения в популяции, т. е. опыта передачи по наследству (от родителей к детям) ненаследуемой генетически информации. Примером такой передачи может быть подражание или обучение в стаде, группе. Вместе с тем огромный и разносторонний материал по изучению природных форм поведения не укладывается в рамки существующих классификаций врожденных или безусловных рефлексов.

Недостаточность терминологии, используемой в практике исследований по высшей нервной деятельности и по этологии, находит свое отражение в последних обобщениях отечественных исследователей. Можно указать на работу Б. П. Мантейфеля (1974), где наряду с такими представлениями, как безусловные рефлексы, таксисы и инстинкты, приводятся соображения о «сигнальной преемственности» как о явлении, приближающемся к сигнальной наследственности, т. е. к передаче определенных форм поведения путем группового обучения. Для человека выделяется особая форма культурной преемственности — способность к передаче навыков от поколения к поколению.

Появились термины — пластичность поведения особей (Мальчевский, 1969), бихевиор-прогресс (Шпет, 1971; Мантейфель, 1974), т. е. характеристика динамики поведения животных, связанной с изменениями условий обитания, главным образом с заселением человеком новых пространств и появлением новых синантропизированных и урбанизированных форм поведения.

Здесь несомненно сказывается «младенчество» науки о поведении в природе; по-видимому, назрела настоятельная необходимость создания этологического словника, который мог бы охватить многие аспекты исследования поведения в природе и в эксперименте.

О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ЭТОЛОГИИ И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Начиная с 30-х годов, а особенно с 50-х годов текущего столетия в отечественной научной литературе начинают публиковаться исследования, ставящие задачу изучения физиологических особенностей приспособления животных (и отчасти человека) к природным факторам среды в связи с эволюцией видов, в связи с проблемами адаптации в широком, общебиологическом, ее понимании. Эти работы, рассматривающие всю проблему приспособления вида, в том числе и проблему видового поведения (инстинкта), как проявления сложной рефлекторной деятельности, получили широкое развитие за последние 3 десятилетия и обычно определяются как эколого-физиологические исследования (Калабухов, 1950; Бирюков, 1960б; Быков, Слоним, 1960; Слоним, 1961, и мн. др.). Важной теоретической предпосылкой эколого-физиоло-

гических исследований является представление о наличии неразрывной связи всей сложной двигательной деятельности животного с протеканием основных регуляций его физиологических функций. Хотя эти исследования проводятся как физиологами, так и зоологами-экологами и отчасти зоотехниками, физиологический анализ явлений и сопоставление его с поведением вида в целом и отдельных его популяций является стержневой проблемой этих работ. Сами же исследования по экологической физиологии являются теоретической основой прогнозов размножения вредителей сельского хозяйства, охраны полезных видов, борьбы с вредителями сельского хозяйства, районирования пород сельскохозяйственных животных и т. д. Вся эта группа вопросов, выводящая физиологические исследования из лаборатории в полевую обстановку, требует и соответствующих методических приемов исследования, во многом отличающихся от лабораторных физиологических методов (Слоним, 1961). С этой стороны многие методы этологии являются, как указывалось выше, полноправными методами эколого-физиологического эксперимента и рассматриваются как приемы физиологического анализа сложнейших жизненных явлений.

За последнее десятилетие резко возрос интерес к проблемам экологической физиологии (environmental physiology) за рубежом. Большие исследования выполнены по физиологии полярных организмов (Scholander et al., 1950), физиологии ныряющих животных (Irving, 1939; Folkow et al., 1966; Jones, Naylor, 1970), физиологии пустынных организмов (McNab, 1968; Youseff et al., 1970; Schmidt-Nielsen, 1972a), по регуляции обмена веществ в связи с адаптацией (Morrison, 1964; Jansky, 1971). Появились и значительные обзоры по отдельным проблемам экологической физиологии (Folk, 1969; Schmidt-Nielsen, 1972b), по двигательной активности животных (Howell, 1965). Однако, к сожалению, многие из этих монографических работ совершенно не затрагивают особенностей поведения исследованных организмов, и поэтому поведение изучается этологами изолированно от регуляции физиологических функций, о чем говорилось выше. Можно быть уверенным, что современные методы физиологии, в том числе и методы, применяемые в полевых (естественных) условиях, позволяют вести глубокий и всесторонний анализ как двигательного поведения, так и связанного с ним, а порой и определяющего его состояния внутренней среды организма.

Разумеется, только анализ сложных явлений поведения, проводимый на всех уровнях физиологической интеграции функций (тканевый и клеточный, органный и системный и, наконец, анализ целостного организма), способен дать законченную картину различных в генетическом отношении элементов видового поведения — инстинктов. Поэтому самый предмет этологического исследования может рассматриваться как раздел физиологии экологической и эволюционной.

* *
*

Интенсивное развитие современной этологии и тот большой интерес, который она вызывает у биологов и у физиологов зарубежных стран, несомненно обусловлены тем, что в павловской школе физиологов проблемы безусловного рефлекса — инстинкта — изучались недостаточно и не вовлекли в свою орбиту внимания широкого круга зоологов и биологов.

Использование этологами самых разнообразных методов исследования, начиная от чисто физиологического эксперимента и кончая полевыми наблюдениями, а также всегда объективные и по возможности количественно оцениваемые данные делают многие приемы этологии чрезвычайно важными для современного естествоиспытателя; некоторые из них оказывают и весьма важные услуги практике (например, животноводству).

По своим философским воззрениям зарубежные этологи должны быть отнесены к идеалистической школе позитивистов в их современной форме (неопозитивизм). Это ясно видно из представлений этологов о целостности поведения, о неприемлемости изучения поведения с помощью аналитико-синтетических методов.

Позитивизм XIX столетия вообще отрицал значение философии в познании сущности процессов, происходящих в природе и обществе, и считал познаваемыми только их внешние проявления (положительное, позитивное знание).

Можно сослаться на высказывания Шовена, считающего, что этология сумела подняться выше материализма и идеализма. Идеализм, по мнению Шовена, уничтожен материализмом в той части, которую нужно отнести к виталистическим воззрениям. Наивный витализм, ведущий к финализму (телеологии), являлся, по мнению Шовена, серьезным препятствием для развития естествознания. Он был преодолен механистическим материализмом, а последний должен быть отвергнут в настоящее время как выполнивший свою историческую роль. Нет необходимости доказывать, что сами по себе исходные концепции этологов (особенно Лоренца и Тенбергена) являются целиком телеологическими, полностью отрицающими возможности причинного анализа явлений (хотя и постоянно утверждающими принципы детерминизма), отрицающими значение синтеза явлений в возникновении нового качества. Отсюда последовательный отказ этологов не только от принципов рефлекторной теории, но и от попыток последовательного анализа явлений сложной инстинктивной деятельности.

Оценивая место этологических исследований в общем положении наук о поведении, следует, по-видимому, рассматривать этологию как известный уровень исследований. Этот уровень не может обеспечить физиологического, а тем более биохимического или молекулярного изучения поведения, не может, разумеется,

решать и проблем социального поведения человека. Вместе с тем этологические исследования, неразрывно связывающие строгую регистрацию явлений поведения с естественными условиями существования животного и окружающими его абиотическими и биотическими факторами среды, позволяют изучать многие формы поведения в их связи с природными влияниями, внутривидовую изменчивость и внутривидовые отношения. Такую информацию не могут предоставить в распоряжение натуралиста другие направления в исследовании поведения. В этом несомненная сила этологии, и едва ли в настоящее время какое-либо другое направление может претендовать на эту роль в широком спектре наук о поведении.

Этологические исследования дают в руки физиолога целый ряд моделей врожденного и сложного поведения, которые должны быть предметом детального изучения и анализа на всех уровнях физиологической интеграции, начиная от тканевых процессов и кончая сложной координацией высших отделов центральной нервной системы. Так же своевременно, как и более ста лет назад, звучит призыв Ч. Дарвина, закончившего свою замечательную книгу «О выражении ощущений у человека и животных» (1872) словами, что эти явления заслуживают внимания со стороны всякого дельного физиолога.

Глава II. РАЗВИТИЕ ВИДОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

ФОРМИРОВАНИЕ ВРОЖДЕННЫХ РЕАКЦИЙ ПОВЕДЕНИЯ И ВРОЖДЕННОГО РАЗЛИЧЕНИЯ

Огромное влияние факторов среды в раннем онтогенезе на последующую структуру поведения взрослого организма не вызывает сомнений. Однако влияния, четко выявляемые в эксперименте и позволяющие установить ряд критических периодов в раннем онтогенезе, далеко не всегда могут быть прослежены в естественных условиях существования. Здесь наряду с совокупностью реакций, связанных с фенотипическими наслоениями, огромное значение приобретает тот разнообразный генетический фонд, который характеризует отдельные виды, подвиды, популяции и даже линии разведения организма. Значение этого генофонда включает и программу самого развития в онтогенезе. Так, при изучении развития поведения и формирования физиологических функций перед исследователем постоянно возникает вопрос, в какой мере закономерный ход развития, предопределенный генетически, направлен на обеспечение сохранения жизни самого новорожденного и в какой степени при этом «учитываются» перспективы развития и существования будущего зрелого организма. Этот вопрос до сих пор не может быть однозначно решен ни в эксперименте, ни в наблюдениях в природе при сопоставлении особенностей развития животных разных видов. Вероятно, в процессе эволюции явления раннего постнатального онтогенеза у млекопитающих претерпевали значительные изменения в силу большой жесткости естественного отбора, ограничивающего возможности выживания молодняка в неблагоприятных условиях среды. Многообразие устройств нор и логовищ, различия в сроках рождения и степени зрелости молодняка и скорости его развития, наконец сама среда, в которой оказывается новорожденный, являются лучшим доказательством зависимости этой стадии онтогенеза от условий существования молодняка данного вида.

Нам представляется, что изучение среды, в которой протекает постнатальный онтогенез, имеет исключительное значение для рассмотрения вопроса о биологической целенаправленности постнатального развития.

Наиболее существенными моментами в поддержании жизни новорожденного млекопитающего являются: осуществление кон-

такта с кормящей самкой; поддержание температуры тела на уровне, обеспечивающем развитие; защита от неблагоприятных факторов среды, как абиотических, так и биотических. Поэтому вполне правомерно говорить о среде, в которой происходит постнатальное развитие, и только в связи с особенностями и параметрами этой среды сопоставлять как готовые к моменту рождения, так и развивающиеся в разные сроки после рождения акты поведения и механизмы регуляции физиологических функций. Совершенно очевидно, что понятие о среде развития подлежит тщательному изучению с физико-химической стороны, со стороны особенностей поведения матери, а также других членов колонии или стада у стадных и колониальных животных (Слоним, 1961). В зависимости от этого можно наметить контуры классификации условий развития млекопитающих и рассмотреть формирование поведенческих актов в онтогенезе, и побудителей (releasers), вызывающих появление определенных двигательных актов. В основу этой классификации для млекопитающих нам представляется целесообразным положить степень зависимости поддержания жизни и условий развития новорожденного от самки-матери. В этой связи следует рассматривать и степень зрелости новорожденных разных видов, способность к самостоятельному поддержанию отдельных сторон гомеостазиса, движению и поддержанию позы и питанию. Представляется возможным выделить 3 типа «среды обитания», в которых протекает постнатальное развитие млекопитающих.

Наибольшую зависимость новорожденного от матери можно наблюдать у всех сумчатых. Здесь средой раннего постнатального развития является сумка (marsupium) — глубокая складка кожи, окружающая область сосков. Детеныш сумчатых, рождающийся чрезвычайно маленьким, самостоятельно перебирается из родовых путей в сумку, где прочно присасывается к соску (Dathe, 1934). Чрезвычайно важно, что к моменту рождения заканчивается миелинизация нервов передних конечностей, при помощи которых и осуществляется этот весьма важный для новорожденного сумчатого двигательный акт (Langworthy, 1928). Описанный пример представляет наиболее полную зависимость постнатального развития животного от материнского организма у млекопитающих.

Аналогичную картину можно наблюдать у летучих мышей, где самка-мать держит детеныша на груди, куда он прикрепляется, а мать летает вместе с ним за добычей.

Как у сумчатых, так и у летучих мышей, рождающихся пойкилотермными, тепло матери поддерживает температуру тела детеныша, необходимую для дальнейшего развития. У летучих мышей во время лактации нарушается суточный ритм (исчезает пойкилотермия в дневные часы), что обеспечивает интенсивное питание и быстрое развитие молодняка (Слоним, 1945, 1961). К моменту рождения у детенышей летучих мышей полностью формн-

руется рефлекс «цепляния», обеспечивающий прикрепление к телу матери в первый период постнатального развития. Для детенышей характерно также движение назад и особенно вверх по вертикальной стенке пещеры. Сосательные движения наблюдаются при температуре тела 25—28° (Слоним, 1961).

Примерно в таких же условиях среды протекает и ранний постнатальный онтогенез у обезьян. У гамадрилов и макак-резусов новорожденный остается подвешенным к брюху матери в течение первых недель жизни благодаря хорошо выраженному рефлексу цепляния (Войтонис, Тих, 1949), который возбуждается при раздражении зрительного анализатора в дневные часы и при «отвисании» детеныша — (растяжении антигравитационной мускулатуры) в ночные часы. Этот рефлекс цепляния может наблюдаться в течение первых 5—6 недель после рождения и заменяется затем хватательным рефлексом, имеющим условнорефлекторное происхождение.

Таким образом, в группу млекопитающих, где средой развития служит поверхность тела матери, входят организмы, весьма далеко отстоящие друг от друга в систематическом отношении, рождающиеся с совершенно различной степенью зрелости — от совершенно незрелых сумчатых и летучих мышей до низших обезьян, которые рождаются с хорошо сформированной терморегуляцией (Архангельская, 1958б).

Другая группа условий постнатального развития млекопитающих может быть охарактеризована как развитие в «гнезде». Создание гнезда (норы, логова) имеет место у грызунов, хищных и насекомоядных. Здесь средой развития является сложное сочетание влияний обычно отепленного гнезда, а главное, матери и других детенышей. Детеныши обычно рождаются недоразвитыми, и (как это можно видеть и в гнездах птенцовых птиц) мать является в первый период рождения главным источником тепла, обеспечивающим высокую температуру тела новорожденных. В процессе развития сразу после рождения осуществляется контакт с кормящей самкой при помощи рефлекторных актов, сформированных в пренатальный период, а затем на основе импринтинга и раннего опыта (см. гл. III) развивается так называемая «первичная социализация», т. е. формирование «внутригнездовых» отношений с матерью и другими особями из помета. Как будет показано ниже, температурный фактор является ведущим при формировании внутригнездовых отношений у животных, рождающихся и развивающихся в гнезде.

В эту группу явлений должны быть включены представители достаточно отдаленных систематических видов. Так, некоторые представители отряда зайцеобразных, например зайцы, рождаются и развиваются вне гнезда, что определяется их значительной зрелостью и особенностями молочного питания от разных матерей. В то же время близкие к ним в систематическом отношении кро-

лики, рождающиеся недоразвитыми, проходят типичный гнездовой период развития.

Различия в условиях молочного кормления зайца и кролика находят четкое отражение в скорости сосания молока, составляющей у зайца-толая от 0.36 до 0.73 г/сек., а у кролика того же веса от 0.08 до 0.14 г/сек. Общее время одного приема сосания (до насыщения) у зайца составляет от 42 до 75 сек., а у кролика того же веса от 120 до 180 сек. (Слоним, 1962). К сожалению, рефлекторные акты, готовые к моменту рождения у зайцев, до настоящего времени остаются неизученными.

Совершенно иные условия для развития молодняка наблюдаются у копытных (непарнокопытных, жвачных и нежвачных парнокопытных свиней). Молодняк рождается в значительной степени зрелым, способным следовать за кормящей самкой, а развитие происходит у многих видов в стаде, совершающем значительные переходы по пастбищам. Средой развития здесь являются: естественный географический ландшафт, мать, стадо ему подобных и молодняк особей того же вида от других матерей, с которым происходит общение в процессе игровой деятельности. Здесь контакт между матерью и детенышем поддерживается прежде всего на основе раздражений зрительного и слухового анализаторов, что приводит к образованию явления импринтинга (см. гл. III). В последнее время большое внимание уделяется исследователями так называемому материнскому импринтингу, который в период после родов формирует реакции матери на новорожденного (Collias, 1956; Klopfer, Klopfer, 1968) и который объясняется исследователями изменениями взаимоотношений между первыми и гормональными влияниями после родов. Эти проявления большей или меньшей заботы матери о новорожденном создают необходимую для него среду развития и в стаде копытных.

Хотя степень зрелости при рождении обеспечивает новорожденному большую или меньшую возможность следовать за самкой и за стадом, среди копытных в этом отношении наблюдается значительное разнообразие. Так, многие дикие копытные в первые дни жизни не следуют за пасущейся самкой (сайгак, архар), а затаиваются в траве или среди камней (Васенко, 1950; Слоним, 1961).

Поведение новорожденных копытных сразу после рождения очень различно. В связи с этим Хедигер (Hediger, 1952) предлагает разделить родительское поведение, встречающееся у копытных, на две группы — активную и пассивную. Первая встречается у *Bovidae* и *Ovidae* и характеризуется активным облизыванием, массированием новорожденного матерью, способствованием опорожнению мочевого пузыря и прямой кишки. Вторую группу составляют дикие кабаны, не проявляющие заботы по отношению к молодняку.

Особое место в рассматриваемом аспекте занимает среда развития морских млекопитающих — моржей, тюленей. По данным наблюдений Бартоломью (Bartholomew, 1959), на Аляске у тюле-

ней вида *Callorhinus ursinus* самцы не принимают никакого участия в выращивании детенышей. Детеныш рождается способным немедленно отряхиваться от околоплодных вод, скрестись, кричать. Сосание наступает даже прежде, чем обрывается пуповина. Автор считает, что «зрелость» новорожденных тюленей этого вида соответствует трехнедельному возрасту щенков домашней собаки. Пелагический образ жизни тюленей во время родов и выкармливания детенышей временно обрывается, и самки оказываются привязанными к определенным лежбищам. Особенности адаптации к холоду описаны и В. К. Шепелевой (1971б) для новорожденного тюленя-хохлача — *Cistophora cristata*, гренландского тюленя — *Pagophoca groenlandica* и байкальской нерпы — *Pusa sibirica*. Автор указывает, что хохлачата рождаются с подкожным жировым слоем 1.5—2 см толщины, тогда как у «бельков» тюленей гренландского и байкальской нерпы имеется густой шерстный покров. В. К. Шепелева указывает, что у мелких видов тюленей самки устраивают снеговые норы, где укрываются от мороза детеныши. На этом фоне В. К. Шепелева изучала врожденные реакции детенышей тюленей, о чем речь пойдет ниже. К сожалению, наши знания о точных физико-химических параметрах условий среды развития у млекопитающих крайне ограничены, и приведенная выше схема может с одной стороны наметить общие пути исследования, а с другой — указывает на то, что термические влияния (тепло матери) являются важнейшим «сигнальным» раздражителем, связывающим новорожденного с кормящей самкой, для всех изученных видов млекопитающих.

Изложенный материал не оставляет сомнения в том, что уже к моменту рождения наряду с уже в достаточной степени сформированной двигательной деятельностью животного образовывается и рецепция, позволяющая новорожденному ориентироваться в окружающей его среде. Эти формы поведения можно назвать врожденными, или, лучше сказать, готовыми к моменту рождения.

Формирование таких реакций происходит на всех этапах внутриутробного (эмбрионального) и внеутробного развития, и эта группа реакций и поведение могут быть охарактеризованы как врожденное различение (discrimination). Вслед за рождением (или вылуплением из яйца) наступает уточнение и специализация таких реакций в ранний постэмбриональный период путем импринтирования элементов внешней среды (см. гл. IV) и, наконец, формирование для данного индивидуума натуральных условных рефлексов, так называемого облигатного обучения.

Следовательно, под врожденным различением следует понимать способность новорожденного организма к специфическому реагированию на отдельные элементы внешней среды, так или иначе составляющие природную обстановку развития молодняка данного вида. Эти реакции практически можно наблюдать только при первом контакте новорожденного с определенными агентами, составляющими биологическую среду его развития. У млекопи-

тающих путем врожденного различения осуществляется первый контакт новорожденного с кормящей самкой, и это различение во времени предшествует появлению какой бы то ни было формы памяти, включая сюда и импринтинг.

У выводковых птиц этот контакт менее дифференцирован, так как кормление самкой отсутствует, а клевательные движения вызываются другими экзогенными и эндогенными факторами. При этом существенную роль в выборе объекта играют цвет и форма данного объекта. Гесс (Hess, 1956) исследовал врожденное различение небольших объектов разного цвета у цыплят и утят. У первых выявилось бимодальное распределение цветного предпочтения: один пик распределения был в оранжевой области, а другой — в голубой. У вторых было обнаружено унимодальное распределение с пиком в зеленой и желто-зеленой области цветного спектра. Подтверждением имеющегося врожденного различения формы объектов служат опыты Фэнтц (Fantz, 1961). Только что вылупившимся цыплятам предлагали различной формы объекты, заключенные в прозрачные контейнеры для исключения влияния осязания, запаха или вкуса. Реакция цыплят на шар (по числу клевательных движений) была в 10 раз выше, чем на пирамиду; из плоских предметов они чаще клевали круг, причем реакция на круг была тем выше, чем ближе размеры круга были к размерам зерен и семян.

Врожденное различение может происходить при участии как контактной (термической, тактильной), так и дистантной рецепции (зрительной, обоняния, слуха), однако роль отдельных видов рецепции у различных животных совершенно неодинакова. Наибольшее внимание в наших исследованиях было обращено на зрительную рецепцию у новорожденных копытных (ягнят).

Зрительная рецепция у новорожденного копытного (овца) обеспечивает две ярко выраженные после рождения реакции: реакцию следования за удаляющимся предметом и подъем головы и сосательные движения при затемнении сверху (над головой). Эти две врожденные реакции на дистантный зрительный раздражитель являются основой для формирования детского поведения многих новорожденных копытных.

Реакция следования у ягнят начиная с первого часа после рождения является недифференцированной, т. е. ягненок следует за каждым удаляющимся от него предметом. Реакция следования за человеком у ягнят ярко выражена только в первые два дня после рождения и наблюдалась в 75% случаев (Арав, Илюснина, 1974). Для группы трехдневных ягнят не было выявлено достоверных различий в количестве положительных и отрицательных ответов, реакция следования наблюдалась лишь в 30% случаев. У ягнят 4—5-дневного возраста реакция следования практически наблюдалась только в 10% случаев. Таким образом, обобщенная реакция следования за удаляющимся предметом (человеком) исчезает через два дня и заменяется следованием за

членами стада (овцами) или за овцой-матерью. Это следование сопровождается слюноотделением из подчелюстной железы (Рахимов, 1959).

Совершенно загадочными до настоящего времени представляются механизмы врожденного различения (оценки) расстояния, что лежит в основе реакции следования новорожденного. Имеют ли значение явления аккомодации ресничной мышцы или диспарация при бинокулярном зрении, а также величина изображения на сетчатке остается совершенно неизученным. Реакция следования сопровождается изменением мышечного тонуса и вызывает у фиксированного животного повышение газообмена (Попугаева, 1960). Исследования со смещающими изображение линзами показали, что точность клевания и оценка расстояния у цыплят являются врожденными, опыт почти не влияет на них. Определение расстояния происходит бинокулярно (Hess, 1956).

Врожденное различение можно наблюдать и у млекопитающих, рождающихся незрелыми, например у щенков домашней собаки. Однако здесь дистантных врожденных реакций не обнаруживается. Наблюдаются лишь избирательные контактные реакции на прикосновение мордочки к теплой поверхности и на раздражение мордочки шерстью — не менее 10 волосков на 1 см^2 (Уждавини, 1958а; Уждавини, Шепелева, 1966). Дистантные положительные реакции на обонятельный раздражитель могут быть сформированы у щенков собаки очень рано (на 2-й день после рождения), однако только путем образования натурального пищевого рефлекса.

На реакции врожденного различения сейчас же после рождения накладываются явления запечатлевания (импринтинга), одиночные или множественные, которые делают поведение более специализированным, что и является первым этапом облигатного обучения организма данного вида, данной популяции, данной особи.

ПЕРВЫЕ КОНТАКТЫ НОВОРОЖДЕННОГО С ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДОЙ

Изучение рефлекторных актов и поведения животных непосредственно после рождения до первого контакта с различными факторами среды является не только важным методом выявления собственно элементов врожденного поведения, но и позволяет проследить многие стороны формирования более сложных форм поведения в онтогенезе.

С этой стороны наибольший интерес представляют врожденные формы поведения, благодаря которым у млекопитающих осуществляется контакт новорожденного с кормящей самкой.

Разработанная в нашей лаборатории А. М. Уголевым (1950, 1953) методика наложения фистул — протоков слюнных желез у мелких животных — позволила вести наблюдения за слюноот-

делением при действии различных раздражителей еще до первого кормления щенка (сразу после рождения) и в последующие периоды развития.

Оказалось, что специфическая пищевая реакция новорожденных щенков (сосательные движения, слюноотделение из протока подчелюстной железы) может быть до первого кормления вызвана лишь очень ограниченным количеством раздражителей. Это — механическое раздражение мордочки шерстью. Контрольные опыты с раздражением этой же области волосками различной жесткости по Фрею не вызывает врожденной пищевой реакции; только при применении таких волосков в количестве не менее 10 на 1 $см^2$ поверхности наблюдалось слюноотделение. Тепло усиливает эту реакцию. Наибольший слюноотделительный эффект можно наблюдать при применении теплой банки, обернутой кроличьей шкуркой (рис. 3). Эта врожденная пищевая реакция щенка не угасает при повторении воздействия описанных выше раздражителей и может прерваться лишь с наступлением общего разлитого торможения — сна. Только такое сочетание раздражителей обеспечивает постоянный контакт животного с матерью. Другие дистантные раздражители (обонятельные, звуковые), как показывает опыт, в этот период развития у щенков никакого значения не имеют.

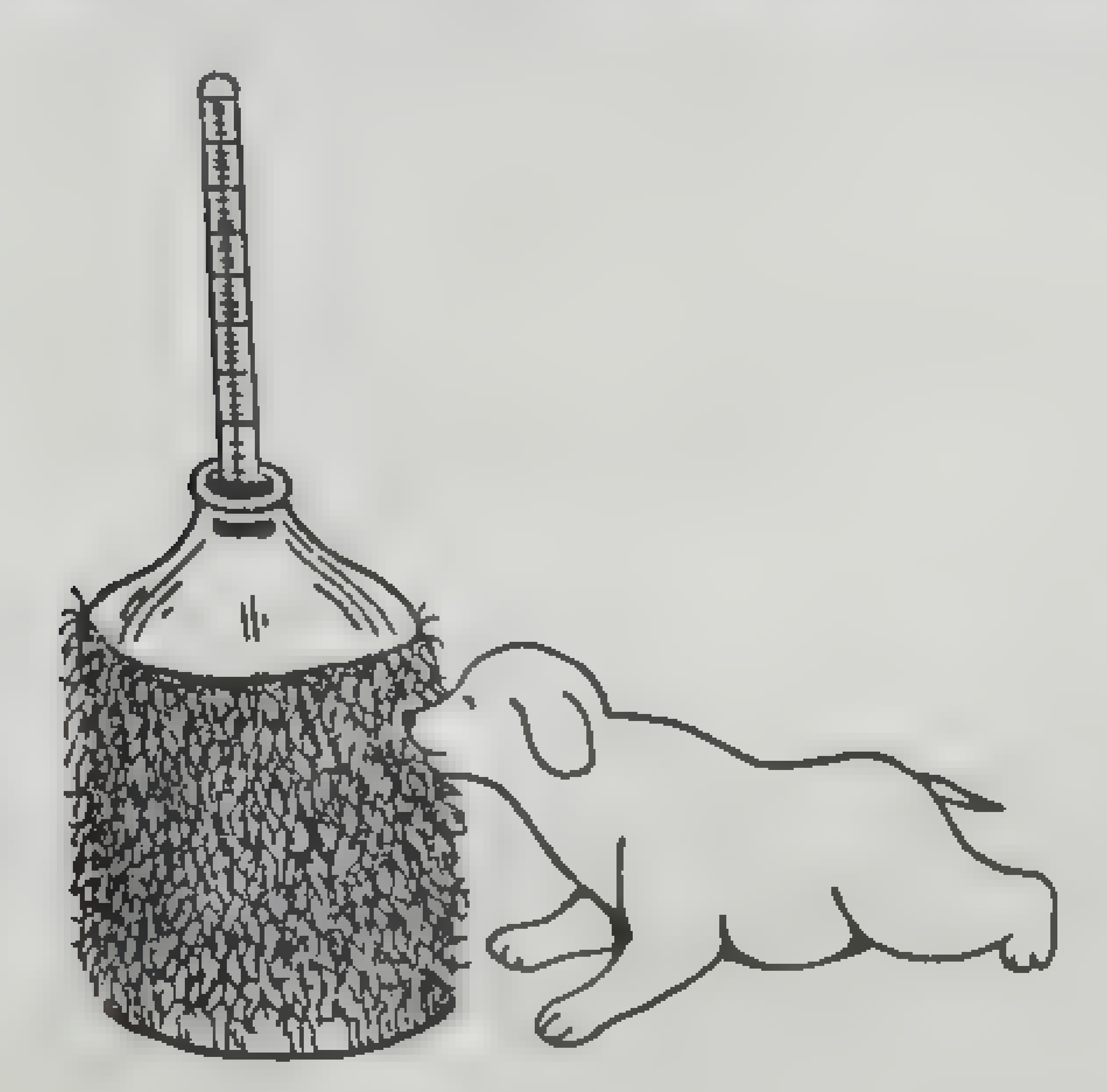


Рис. 3. Положительная реакция новорожденного щенка на теплую поверхность, покрытую шерстью (по: Уждавини, 1958а).

В табл. 1 и 2 приведены данные слюноотделения из околоушной железы новорожденного щенка (до первого в жизни кормления) в ответ на воздействие перечисленных выше раздражителей.

Однако такая картина готовых к моменту рождения врожденных (безусловнорефлекторных) актов не является общей для всех представителей хищных наземных млекопитающих. Исследования В. К. Шепелевой (Уждавини, Шепелева, 1966) на домашних и диких кошках (домашняя кошка, лев, амурский тигр) показали, что у всех этих представителей сем. *Felidae* молодняк сразу после рождения реагирует только на один раздражитель — теплую поверхность. Из них наиболее зрелыми рождаются львята и менее всего — тигрята. Однако у тигренка удалось наблюдать положительную реакцию на прикосновение шерсти к мордочке только на 3-й день жизни и то, вероятно, в связи с тем, что тигренка выкармливала собака, что могло вызвать образование положительного условного рефлекса. В наблюдениях над домашними кошками выявилось, что кошки-матери значительно

Таблица 1

Двигательная и секреторная реакции щенков на контактные (температурные) раздражения (по: Уждавини, 1958а)

Раздражитель	Щенок № 6		Щенок № 7		Щенок № 8	
	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.
Банка с водой:						
15°	—	4.5	—		—	2
20°	0	7.5	—	3.5	?	2
30°	0	следы	?	4	?	1.5
40—42°	+	3	+	3	?	3

Примечание. Здесь и в табл. 2 двигательная реакция представлена знаками: *плюс* — ползает вокруг банки и ложится около нее; *минус* — отворачивается, ползает мимо; *ноль* — реакция отсутствует; *знак вопроса* — реакция неопределенная.

Таблица 2

Двигательная и секреторная реакции новорожденных щенков на дистантные (обонятельные) раздражители (по: Уждавини, 1958а)

Раздражитель	Пират		Ветер		Джек	
	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.	двигательная реакция	слюноотделение, мг/мин.
Мясо	0	следы	0	3	—	1
Колбаса	0	0.5	0	1.5	0	1
Молоко	0	0	0	1		
Сыр	0	0	0	3	—	1.5
Камфора	—	—	—	2	0	следы
Ваниль	—	—	—	—	0	1.5
Шерсть матери	0	0	0	1		

чаще и длительнее лижут своих котят, чем собаки. Таким образом, менее выраженные врожденные реакции у домашних котят заменяются более интенсивными реакциями со стороны матери.

Волохов (1951) описал положительную двигательную реакцию у новорожденных крольчат при раздражении мордочки волосками. Рефлекс этот нарастает от рождения до 8—9-го дня, а к 11—13-му дню совершенно исчезает. Волохов считает этот рефлекс специализированным пищевым двигательным безусловным рефлексом. Рефлекс сопровождается жевательными и сосательными движениями. По данным Волохова, эта реакция отсутствует у котят, морских свинок и щенят. Подобная реакция у собак не подтвердилась и исследованиями Э. Р. Уждавини (1958а).

В. К. Шепелева не обнаружила положительной пищевой реакции на раздражение мордочки волосками у новорожденных кошек (домашней кошки, льва, тигра).

Наиболее интенсивная положительная реакция на мать проявляется при комбинированном воздействии тепла, раздражения щетинками (волосками) чувствительной области мордочки новорожденного млекопитающего. Эта реакция, установленная для щенков (собаки), была в дальнейшем, в исследованиях В. К. Шепелевой, подтверждена на ряде новорожденных, в том числе и на обитателях Арктики — тюленях разных видов. Так, положительную реакцию на теплую поверхность (банку с теплой водой) можно было наблюдать в равной мере выраженной у обитателей природных тропиков — котенка бенгальского тигра, у львенка, новорожденного гренландского тюленя и тюленя-хохлача. В то же время у извлеченного из матки зрелорождающегося тюлененка гренландского зеленца не обнаруживается реакции на обонятельные раздражители (как и у щенков домашней собаки), но наблюдается следование за движущимся удаляющимся предметом, что характерно для новорожденных копытных (см. ниже). Очень характерной реакцией для новорожденных зрелорождающихся тюленей является положительная реакция на меховую шкурку, весьма схожая с реакцией новорожденных щенков и кошек (рис. 4).

Таким образом, можно заключить, что наиболее общим положительным раздражителем, удерживающим новорожденного около матери и обеспечивающим первый контакт с нею, является теплая поверхность. Эта реакция усиливается тактильными раздражениями мордочки; она является довольно высоко специализированной, так как возникает только при прикосновении достаточно плотного пучка волосков или щетинок.

Однако такой комплекс врожденных реакций новорожденного животного на внешнюю среду — мать как кормящую самку — можно наблюдать только у животных, выкармливающихся в гнезде, логове или, как у тюленей, в лежбище на льдине, т. е. в условиях, когда выкармливание происходит без смены места, без передвижения матери и молодняка.

Исследования Э. Р. Уждавини (1958а) получили развитие в ряде работ зарубежных авторов. Это касается как вопроса о влиянии специфических раздражителей для новорожденного, так и роли в этих воздействиях поведенческой терморегуляции, о которой речь была выше. Первые работы в этом направлении были поставлены Харлоу и Циммерманом (Harlow, Zimmermann, 1959), которые заметили, что новорожденные обезьяны при выборе контакта с искусственной «матерью» отдают предпочтение модели, покрытой шерстью, а не металлической «матери» с соской. Такая же реакция наблюдалась у новорожденных щенят. Это позволило поставить вопрос, не вызывается ли положительная реакция на шерсть и отрицательная на металлическую «мать» термо-

регуляционным ответом. В самом деле, меховая «мать» является теплоизоляцией, а металлическая — хорошим проводником тепла.

Для проверки этого предположения Жедди (Jeddi, 1970) поставил опыты на щенках в условиях термонейтральности, то подогревая, то охлаждая одну из искусственных «матерей». Количественное определение поведения заключалось в наблюдении за 8 новорожденными щенками в возрасте от 12 час. до 10 дней по подсчету времени, проводимого ими возле одной или другой «матери».

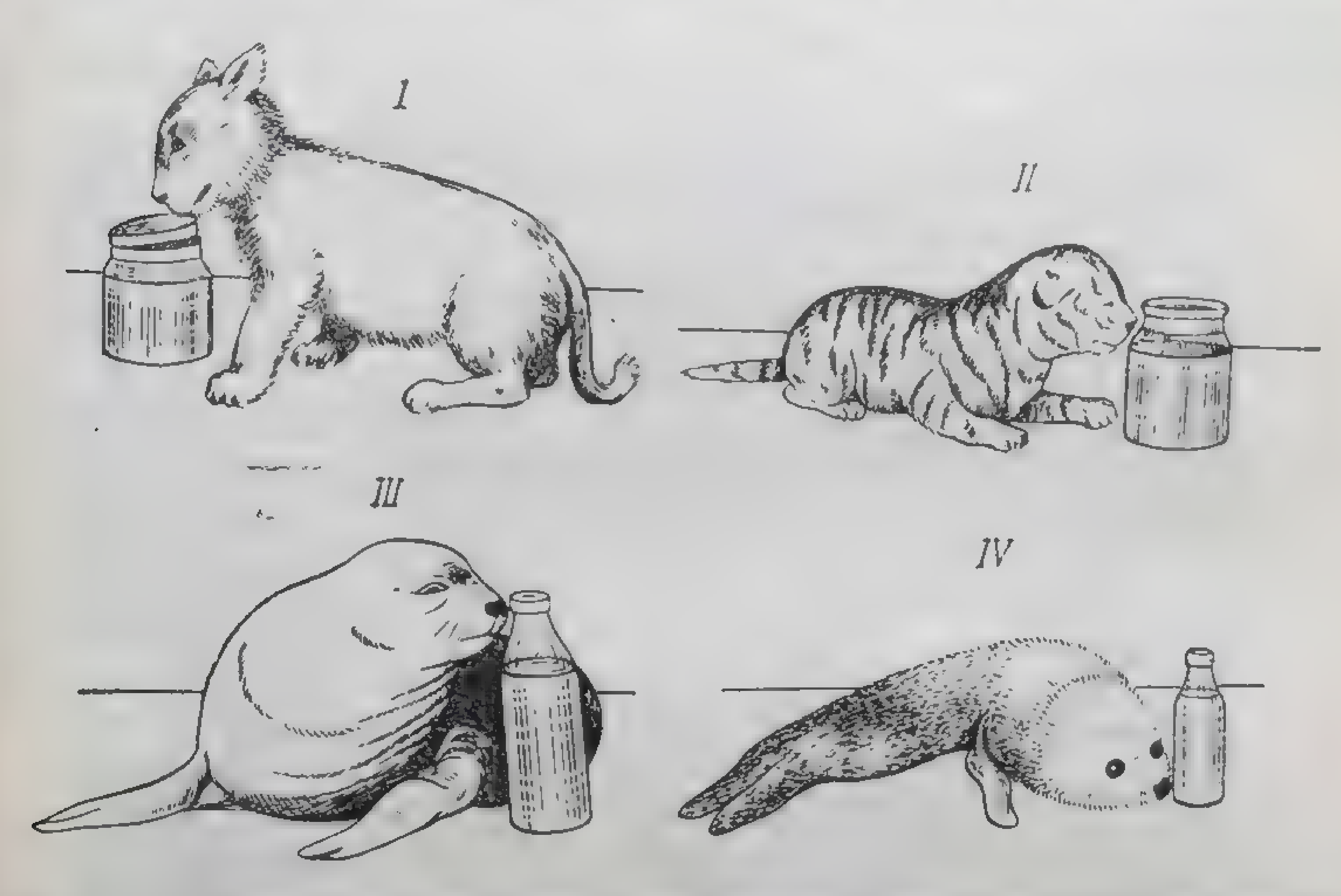


Рис. 4. Положительная реакция новорожденных млекопитающих на теплую поверхность (по: Слоним, 1961).

I — львенок; *II* — тигренок; *III* — гренландский тюлень; *IV* — тюлень-хохлач.

Когда обе искусственные «матери» имели одинаковую температуру, щенки проводили 95% времени в контакте с меховой «матерью». Когда меховая «мать» охлаждалась (14—19°), а металлическая подогревалась (30—33°), щенки проводили 90% наблюдаемого времени у металлической.

Следовательно, врожденная реакция щенков на прикосновение мордочкой к шерсти может тормозиться и даже извращаться терморегуляционными реакциями. Здесь важно заметить, что терморегуляция у новорожденных щенков крайне несовершенна, и особенно это касается реакций теплоотдачи; этот недостаток восполняется теплом «матери» в ранний период развития.

Совершенно иная картина наблюдается в стаде копытных, где передвижение стада или отдельной семьи (молодняка и самки) является неотъемлемым условием первой стадии постнатального развития молодняка.

Специальное исследование нашей лаборатории было посвящено выявлению врожденных рефлексов, связывающих новорожденных копытных (ягнят и козлят) с кормящей самкой.

В большой работе К. Рахимова (1958а, 1958б, 1958в) говорится о наличии ряда раздражителей, вызывающих положительную пищевую реакцию сразу после рождения и до первого кормления новорожденного.

Оказалось, что у копытных наибольшее значение имеет общий для всех млекопитающих раздражитель — прикосновение мордочки к теплой поверхности. Раздражение шерстинками никакого

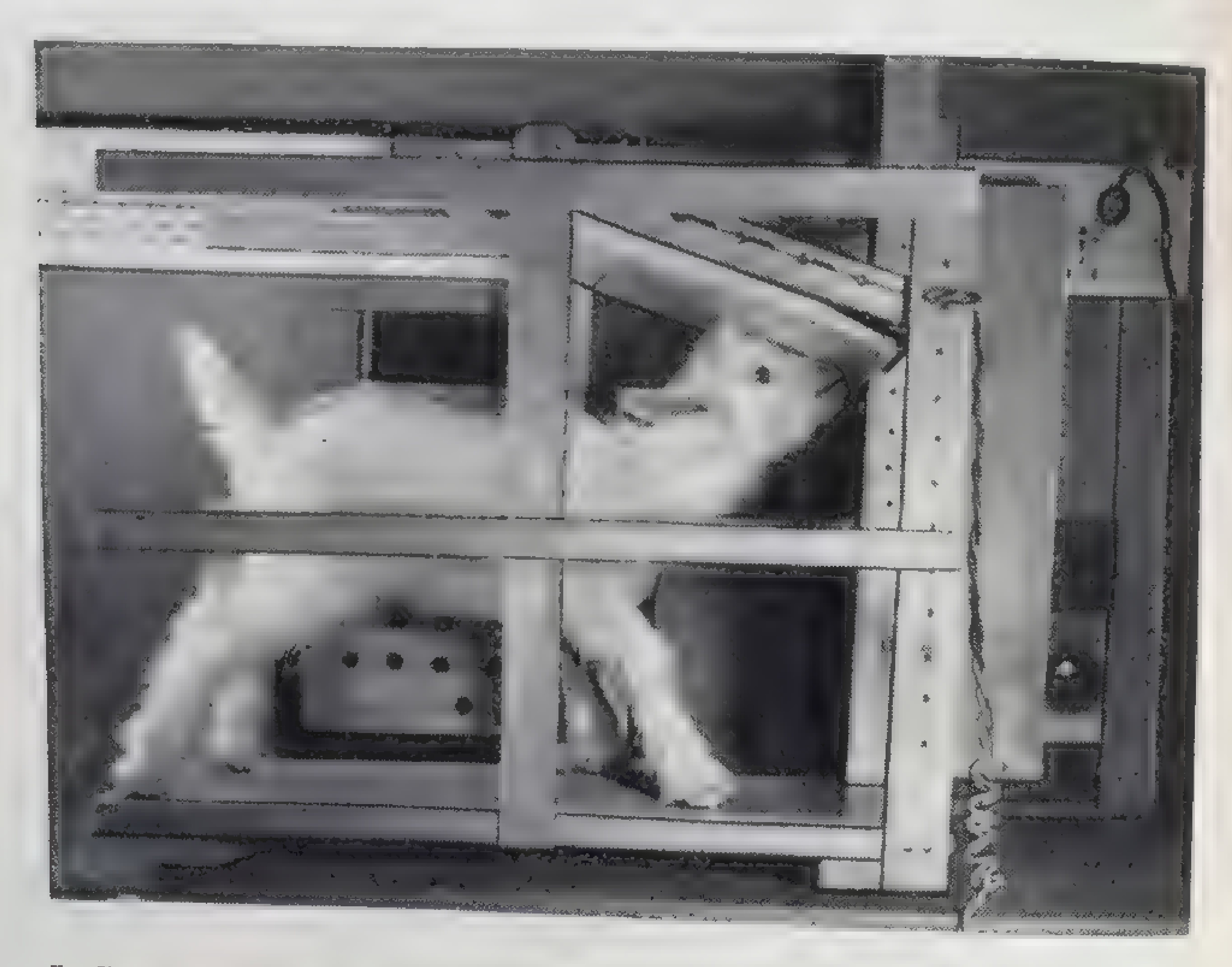


Рис. 5. Реакция закидывания головки у новорожденного козленка (по: Быков, Слоним, 1960).

Опыт поставлен после рождения, до первого кормления. Верхняя доска освещена. Выключение света вызывает закидывание головки вверх.

значения не имеет. Большое место занимают зрительные раздражения. Как показали специальные исследования, особенно сильным раздражителем является затемнение над головой, вызывающее характерный двигательный и секреторный ответ. Двигательный ответ заключается в подъеме головы (удар вверх) и сосательных движениях, что позволяет новорожденному приблизиться к соску губами и начать сосать (рис. 5). После родов овца, как правило, становится над новорожденным и облизывает его. Таким образом, затемнение вызывает адекватную всей обстановке пищевую реакцию. Кроме зрительного раздражения, большую роль играет тактильная чувствительность боковых поверхностей туловища и

анальной области. Механическое раздражение этих частей тела также вызывает закидывание головы и пищевую реакцию.

Подобные сформированные к моменту рождения рефлекторные акты имеют место у многих видов копытных; они обнаружены у домашних овец (Слоним, Уждавини, Файзиев, 1955; Рахимов, 1958а, 1958в), у телят (Медведев, 1957), у ягнят архара (Рахимов, 1958в). По наблюдениям В. К. Шепелевой, такая же реакция наблюдалась у новорожденного жирафа.

Исключением из этого правила явились лоси. Наблюдения А. Р. Макаровой (1959) показали, что у новорожденных лосей отсутствует реакция на затемнение, но имеет место реакция на тепло и на механическое раздражение туловища. Эта особенность лосят связана с тем, что новорожденные лоси из-за очень длинных ног матери сосут только тогда, когда она лежит или полулежит. Соответственно этому отсутствует и эта чрезвычайно дифференцированная врожденная реакция.

Важное место в ряду врожденных рефлексов новорожденных копытных занимает следование за движущимся предметом. Эта реакция очень хорошо выражена у козлят и ягнят домашних овец и отсутствует у новорожденного архара. Наличие ее к моменту рождения определяется тем, следует ли новорожденный непосредственно за матерью сразу после рождения или остается лежать некоторое время, как например у сайги, домашних коз. У новорожденных лосят также имеется врожденная реакция следования за удаляющимся человеком. Реакция же на приближение отсутствует (Макарова, 1959).

Следует отметить, что и в отношении регуляции так называемых вегетативных процессов рефлекторные акты, готовые к моменту рождения, отличаются большой эколого-физиологической специализацией. Эти явления касаются регуляции уровня общего газообмена, сердечной деятельности, дыхания и т. д. Особенно хорошо эти явления выражены у зрелорождающихся млекопитающих, в том числе и у новорожденных детей.

Н. А. Архангельская (1954а, 1954б, 1954в, 1958а, 1958б) обнаружила, что после первого в жизни сосания материнской груди у новорожденного ребенка наблюдается значительное повышение газообмена. Этот факт наблюдается и после сосания из рожка, если оно сопровождается сопротивлением току молока, или даже после сосания соски-пустышки. Совершенно очевидно, что здесь имеется врожденный механизм рефлекторной фазы специфического динамического действия пищи. Повышение обмена у ребенка не наблюдается, если дать ему то же количество молока из рожка без сопротивления току молока, т. е. при исключении акта сосания. Следовательно, только сам акт сосания как мышечное усилие вызывает рефлекторное изменение обмена веществ на протяжении последующего часа, т. е. в период, когда непосредственное влияние мышечной работы на газообмен проявиться уже не может (рис. 6).

У недоношенных детей Н. А. Архангельская не обнаружила повышения газообмена после акта сосания. Этот рефлекс появляется у них значительно позже и при сосании из рожка без сопротивления. Последнее является уже следствием образования соответствующих условных натуральных рефлексов, где раздражение полости рта является сигналом, а поступление молока в пищеварительный тракт — подкреплением.

Если такому выкормленному на рожке без сопротивления ребенку дать рожок с сопротивлением или покормить его из груди,

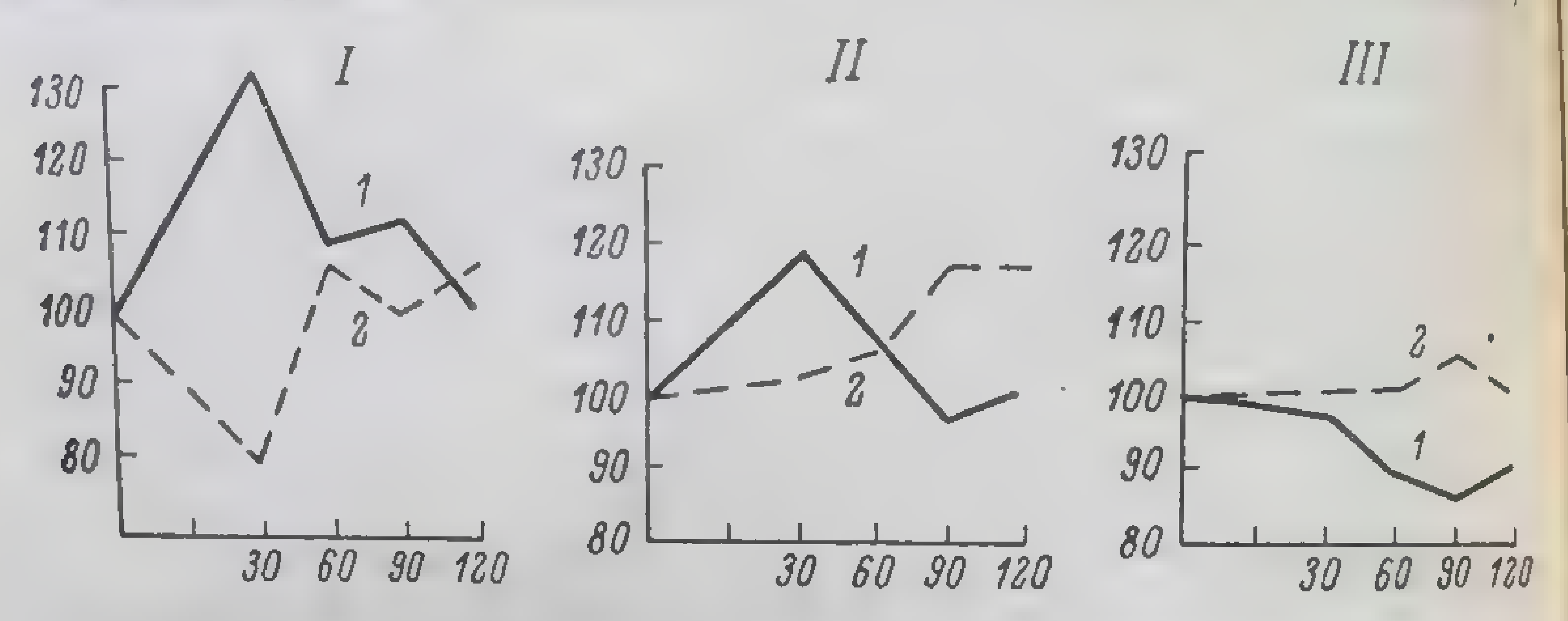


Рис. 6. Изменения газообмена у новорожденного ребенка (по: Архангельская, 1954).

I — после первого кормления грудью; *II* — после сосания соски-пустышки (до первого кормления); *III* — после первого кормления сцеженным молоком из рожка. *1* — потребление O_2; *2* — дыхательный коэффициент.

По оси абсцисс — время кормления, мин.; *по оси ординат* — изменение потребления O_2, %.

то реакции повышения обмена веществ не наблюдается. Нарушение выработанного стереотипа кормления вызывает явления внешнего торможения, и повышение газообмена после кормления выпадает.

Под влиянием первого в жизни сосания также изменяется (падает) уровень сахара крови (Канфор, 1959), возрастает количество лейкоцитов (Крачковская, 1955).

У недоношенных детей не наблюдается повышения содержания лейкоцитов в крови под влиянием кормления, это явление характерно для доношенных новорожденных. Условные рефлексы на содержание лейкоцитов на время кормления у недоношенных образуются значительно позже, чем у доношенных детей (Крачковская, 1959).

У новорожденных животных, как незрелорождающихся, так и зрелорождающихся, не удалось обнаружить повышения газообмена, вызываемого у новорожденного ребенка предшествовавшим актом сосания. По данным Архангельской (1958б), у новорожденных щенят и котят, а также у обезьян гамадрилов и макак в первые дни после рождения это явление отсутствует. Не удалось обнаружить его сразу после рождения у ягнят (исследования А. Г. Попугаевой) и у телят (Скворцова, 1955). По-види-

мому, причины, которые лежат в основе этого явления, зависят от исходного уровня обмена у голодного новорожденного животного. Обычно голодные животные сразу после рождения проявляют большую мышечную активность и после сосания сразу засыпают. Сонное торможение охватывает многих млекопитающих сразу после начала сосания (например, котят и тигрят). Для поддержания высокой пищевой возбудимости кошки непрерывно лижут своих детенышей (Уждавини, Шепелева, 1966). Точно так же ведут себя новорожденные ягнята, пищевая возбудимость которых во время акта сосания поддерживается облизыванием самкой анальной области, о чем речь была выше.

Следовательно, у животных голодное состояние повышает общий мышечный тонус и исходный уровень возрастает. После кормления или пустого сосания тонус понижается, понижается и обмен веществ.

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ ВРОЖДЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Формирование врожденной рефлекторной деятельности не заканчивается моментом рождения, а продолжается и после рождения на фоне значительного осложнения этой деятельности условными рефлексами, прежде всего натуральными, которые также должны рассматриваться как видовой признак — облигатное обучение (Tembrock, 1964).

Сейчас можно уже считать установленным, что многие безусловные рефлексы, очень сложные по протеканию, имеющие характер цепных реакций, формируются в сравнительно поздние этапы постнатального онтогенеза и мало зависят в своем развитии от условных рефлексов, т. е. от непосредственного влияния внешней среды.

Для изучения формирования безусловнорефлекторной деятельности в поздние периоды развития издавна применяют несколько методических приемов, направленных на то, чтобы изолировать в искусственной среде животное от факторов, значение которых для развития данного рефлекса желательно изучить.

В опыте И. С. Цитовича (1911) новорожденные щенки собаки были лишены мясной пищи до 9-месячного возраста. В возрасте 8—9 месяцев Цитович не обнаружил у них слюноотделения при раздражении видом и запахом мяса и тем показал, что рефлексы эти вырабатываются в процессе индивидуальной жизни.

Опыты И. С. Цитовича были повторены в нашей лаборатории Э. Р. Уждавини (1958а, 1958б) с наложением фистул слюнных протоков сразу после рождения. Было установлено, что в возрасте 20—21 дня у выращиваемых на молочной диете щенков обнаруживается положительная реакция на мясо. Эта реакция выражалась в движении по направлению к мясу и в появлении слюноотделения (рис. 7).

Эти факты свидетельствуют о том, что врожденный рефлекс на запах мяса появляется у собак как у хищников в определенный период жизни — в период, когда животные переходят от молочного питания к смешанному. Этот рефлекс, если он не подкрепляется мясной пищей, оказывается крайне нестойким и не обнаруживается уже в возрасте 8—9 месяцев. Он полностью замещается натуральными условными рефлексами, выработанными при содержании на молочной диете (Уждавини, 1958а, 1958б). Эти факты были проверены на изолированных от матерей щенках, выращенных путем кормления из сосок. Результаты оказались однотипными.

Следовательно, для развития безусловных рефлексов характерна определенная стадия созревания, упрочения и исчезновения. Эти рефлексы особенно хорошо выявлены на врожденных актах поведения, готовых к моменту рождения, о чем речь была выше. Так, например, реакция копытных на затемнение над головой

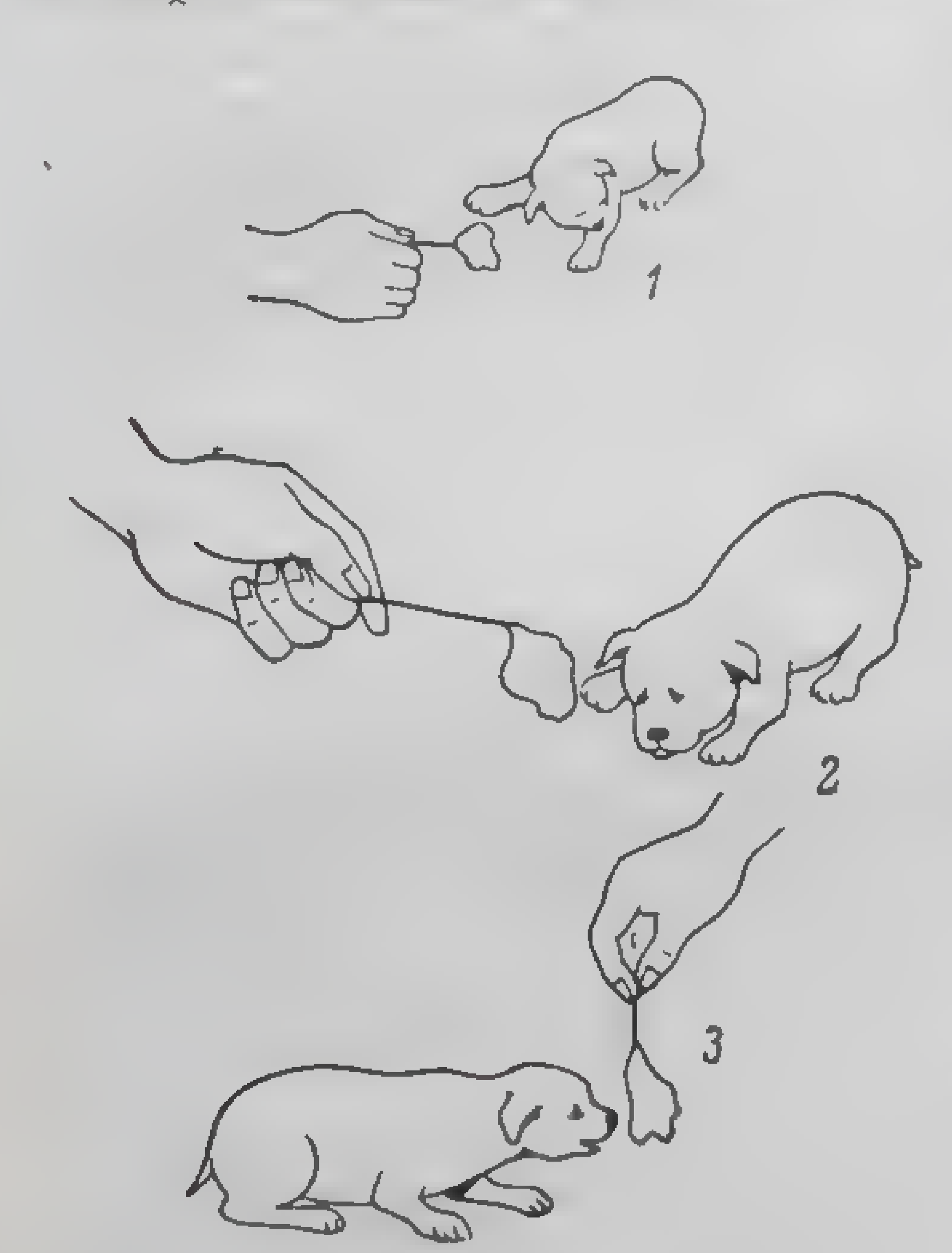


Рис. 7. Реакция на раздражение видом и запахом мяса у щенков в возрасте одного (*1*), пяти (*2*) и 18 (*3*) дней (по: Уждавини, 1958а, 1958б).

особенно ярко выражена в 1—3-й день жизни, а при кормлении животного из рожка, т. е. если это затемнение не подкрепляется кормлением, исчезает. У щенков собаки положительная реакция на раздражение мордочки шерстью особенно хорошо выражена не сразу после рождения, а на 2-й день, даже если животные кормятся искусственно из специальных пипеток. Затем, на 3—5-й день, эта реакция как неподкрепляемая прикосновением к кормящей самке исчезает.

Возникшие на определенном этапе индивидуального развития животного безусловные рефлексы отличаются различной прочностью. Так, например, наряду с исчезнувшими реакциями на прикосновение мордочки к шерстинкам у щенков сохранились — при искусственном вскармливании до 40 дней — движения передними лапами, массирующими молочную железу матери. Этот врожденный акт, входящий в комплекс сформированных в утробном периоде безусловных реакций, несмотря на полную его физиологическую бесполезность при искусственном питании из пи-

петок, сохранился в течение всего этого времени, никак не уменьшившись в своей интенсивности.

При содержании ягнят и козлят на молочном рационе, при полном исключении не только растительных кормов, но и возможности грызения и жевания, Рахимов (1958б) обнаружил на 25—28-й день появление жвачных движений, возникавших спонтанно, но угнетавшихся всякий раз при раздувании рубца через фистулу резиновым баллоном.

Следовательно, многие врожденные акты поведения развиваются и исчезают *вне зависимости* от воздействия факторов внешней среды, в процессе индивидуального развития.

Наличие врожденных реакций на определенные пищевые вещества обнаруживали неоднократно многие исследователи. Так, например, Б. Ю. Фалькенштейн (1952) считает, что лесным мышам (*Apodemus silvaticus*) свойственна врожденная реакция на запах семян, которыми они никогда не питались и которые они поедают, даже в том случае, если они были вскормлены исключительно животной пищей в лаборатории.

Формирование безусловных рефлексов в онтогенезе касается, разумеется, не только пищевых, но охватывает и многие другие рефлексы, связанные с различной деятельностью животных. Особенный интерес представляет с этой стороны развитие приспособления к мышечной деятельности, столь различной по интенсивности у домашних и диких видов млекопитающих; терморегуляции — приспособления к температуре среды, и т. д.

Первым исследованием этого рода в нашей лаборатории было изучение терморегуляции, проведенное Е. С. Жила (1940). Общим выводом из этой работы явился факт, что специфические особенности химической терморегуляции у млекопитающих (грызунов, хищных, обезьян) отсутствуют не только сразу после рождения, но и в ранний постнатальный период, соответствующий тесному контакту животного с матерью. Специфические особенности терморегуляции начинают появляться только на более поздних этапах развития при переходе животных к самостоятельному питанию и самостоятельному существованию. Точно так же Р. П. Ольнянская (1949а) обнаружила, что характерный тип высотной акклиматизации у овец разных пород в горных условиях Тянь-Шаня не обнаруживается сразу после рождения, хотя беременность и роды протекали на разных высотах.

Специфическая реакция на воздействие природных факторов внешней среды появляется у молодняка сельскохозяйственных животных на сравнительно поздних стадиях постнатального онтогенеза. В ранний период развития породные различия в реакциях на подъем в горы, воздействие облучения солнцем отсутствуют (Раушенбах, 1958а, 1958б).

По существу большинство специализированных реакций возникает в поздний постнатальный период. Интересны с этой стороны сроки появления реакции скручивания у ежей, совершенно

отсутствующей сразу после рождения. Первые проявления этой специфической оборонительной реакции наблюдаются на 12-й день жизни, а окончательное формирование ее — на 29-й день. Становление оборонительной реакции скручивания у ежей начинается с натягивания вперед кожи лба — эта реакция сохраняется и у взрослых животных — и появляется уже на 2-й день жизни (Eisentraut, 1952).

Вообще особенности оборонительных реакций, типичные для вида, проявляются на определенных и притом сравнительно поздних этапах постнатального онтогенеза. Такими реакциями являются отклонение головы или «зажмуривание» у кошек, отклонение или замирание у крыс, отряхивание или обобщенная двигательная реакция у кроликов и морских свинок.

Эрхард и Шаллер (Erhardt, Schaller, 1954) показали, что у котят, содержавшихся от момента рождения и до постановки опыта в полной темноте, можно наблюдать реакцию на движущийся предмет, хотя никакого функционирования зрительного анализатора до этого времени не было. Следовательно, и этот компонент сложной реакции хищника является врожденным и не зависит от образования натуральных условных рефлексов, связанных с питанием. У котят формирование врожденной (безусловной) реакции на мясо было обнаружено также Роджерсом (Rogers, 1932), а формирование типичной реакции хищника — В. И. Кассобутским (1951). Мюллер (Mueller, 1974) изучал у 9 выращенных в изоляции птенцов американского кобчика (*Falco sparverius*) реакцию на модель и на мертвых и живых мышей (узнавание, поимка и умерщвление). Оказалось, что только 1 птенец реагировал на бумажную мышь, как на живую, а 5 птенцов реагировали на мертвую мышь. Только у 2 птенцов первое в жизни предъявление живой мыши вызвало реакцию с латентным периодом менее 10 сек., а у остальных наблюдалась игровая реакция. Схватывание живой мыши у 8 птенцов из 9 было стереотипным, умерщвление достигалось укусом в голову или шею. У всех 9 птенцов скорость поимки и умерщвления стала постоянной после 6 повторений. На основании этого автор делает вывод о малой роли обучения в реализации поведения хищника у птиц этого вида.

Исследования, проведенные на котятах А. М. Уголевым (1953), обнаружили, что у взрослых охотящихся за живой добычей кошек отсутствует слюноотделение на вид и запах мяса и на вид и запах живой добычи — мышей и птиц. Оказалось, что это специфично для хищника с типом питания, связанным со скрадыванием добычи и длительным ее выслеживанием. Торможение слюноотделения отсутствует у еще не охотящихся котят, хотя и питающихся смешанной пищей. У них имеются обычные натуральные слюнные пищевые условные рефлексы. У кошек натуральные условные рефлексы на содержание лейкоцитов в крови повторяют картину слюноотделения. При выслеживании добычи

нли раздражении видом и запахом пищи у кошки-охотника наблюдается лейкопения. Превращение котят в «охотника за добычей» сопровождается изменением реакции на вид и запах пищи — вместо лейкоцитоза появляется лейкопения (Уголев и др., 1959).

В дальнейшем было выяснено, что переход от питания готовой пищей — молоком, мясом и т. д. — к самостоятельному пищедобыванию (питанию живой добычей) сопровождается скачкообразным изменением всей системы пищевых безусловных и условных рефлексов. Натуральные слюнные пищевые рефлексы в период скрадывания добычи или перед едой совершенно исчезают, как это

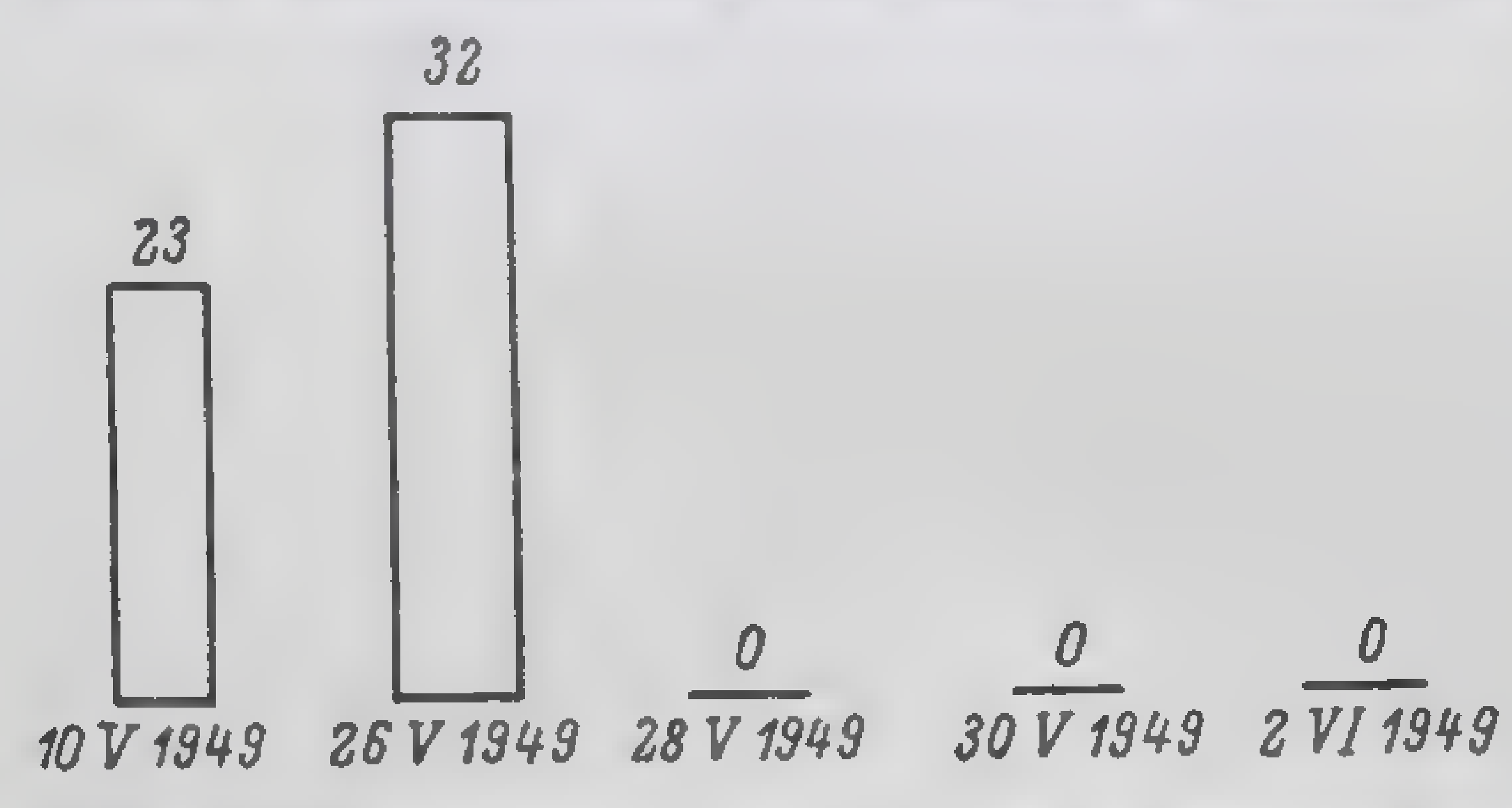


Рис. 8. Слюноотделение у котенка при раздражении видом и запахом мяса (по: Уголев, 1953).

Цифры сверху — количество слюны, мг; *внизу* — даты опытов.

имеет место у взрослых кошек. Это своеобразное превращение котенка в охотящееся животное — хищника — происходит в определенном возрасте, который, однако, колеблется в довольно широких пределах.

Было также установлено, что если маленького не охотящегося котенка кормить сначала нарезанной на куски мертвой мышью, а затем давать ему надрезанную, но еще живую мышь, то можно ускорить это превращение благодаря образованию условных рефлексов на мышь как на источник питания. То же самое было проделано и на птицах. Скачкообразность такого превращения у хищников представляет огромный интерес, так как позволяет установить непосредственное влияние среды на скорость формирования безусловных рефлексов, которые, таким образом, далеко не всегда оказываются в своем развитии совершенно независимыми от факторов внешней среды, имеющих непосредственное биологическое значение (рис. 8).

Однако практика показывает, что изолированное содержание котят во многих домах не препятствует им превращаться в хищных и ловить мышей и крыс, и, следовательно, ни подражательная реакция, ни выработка специальных рефлексов не определяют формирования реакции хищника на живую добычу.

Как известно, существуют кошки, совершенно не охотящиеся. У них, по данным А. М. Уголева (1953), отсутствует торможение слюноотделения при раздражении видом и запахом пищи и живой добычи, которую они никогда не ловили. Аналогичные данные обнаружены в указанных выше исследованиях Роджерса (Rogers, 1932) и В. И. Коссобутского (1951), изучавших формирование двигательных реакций хищника.

Факты, обнаруженные Э. Р. Уждавини, А. М. Уголевым и др., были подтверждены В. К. Шепелевой на новорожденном львенке (Уждавини, Шепелева, 1966), выращенном до 50-дневного возраста на молочной диете. Оказалось, что начиная с 30—31-дневного возраста у львенка появилась стойкая неугасающая (как и у щенков) положительная двигательная реакция на вид и запах мяса. Эта реакция появилась одновременно с реакцией движения глаз за движущимся предметом. Следовательно, врожденные реакции на мясо возникают и независимо от условий кормления.

Трудность количественного изучения пищевых двигательных реакций и невозможность оценки тормозного состояния при исчезновении натуральных слюнных условных рефлексов у котят побудили нас изучить такие формы деятельности животных, которые являются, с одной стороны, хорошо выраженными видовыми признаками, а с другой — хорошо учитываются количественно. Одним из наиболее хорошо выраженных проявлений инстинктивной деятельности у грызунов является запасание корма. Эта форма деятельности проявляется у отдельных видов в разные сезоны года, ограничена отдельными объектами запасания и объемом запасов, которые делают животные разных видов (Свириденко, 1957). В ряде экспериментов было показано, что индивидуальный опыт животных (образование условных рефлексов) является весьма важной частью этого сложного поведения животных в природе.

Вместе с тем запасание корма является очень удобной моделью для изучения врожденных реакций поведения, так как оно возникает на определенном этапе постнатального развития молодняка и может быть хорошо зарегистрировано количественно.

С этой целью в нашей лаборатории были поставлены опыты по изучению формирования реакций запасания корма у молодняка золотистого хомяка в условиях изоляции, которая осуществлялась следующим образом (Попугаева, 1960).

Детеныши выращивались вместе с матерью, но вся семья кормилась жидкой смесью, т. е. кормом, который животные не запасают; в экспериментальной клетке не могли переносить его из кормушки в «подвал». Таким образом исключались как индивидуальный опыт молодняка, так и возможность подражания матери, которая этого жидкого корма не запасала. В другой серии опытов молодняк золотистого хомяка отделялся от матери на 24-й день и также содержался на жидком корме. Эти опыты показали, что реакция запасания корма у золотистого хомяка яв-

ляется врожденной и не зависит от условий выращивания животного. При отделении молодняка от матери или при содержании животных на жидком корме можно наблюдать формирование реакции запасания в один и тот же срок — примерно к 65-му дню жизни (рис. 9).

Однако далеко не все пищевые рефлексы являются в прямом смысле безусловными, как это было показано на приведенных выше примерах. Очень интересные факты были получены при изучении формирования пастьбы копытных.

В опытах К. Рахимова (1958в, 1959) обнаружилось, что ягнята и козлята, выращенные до 5-месячного возраста на молоч-

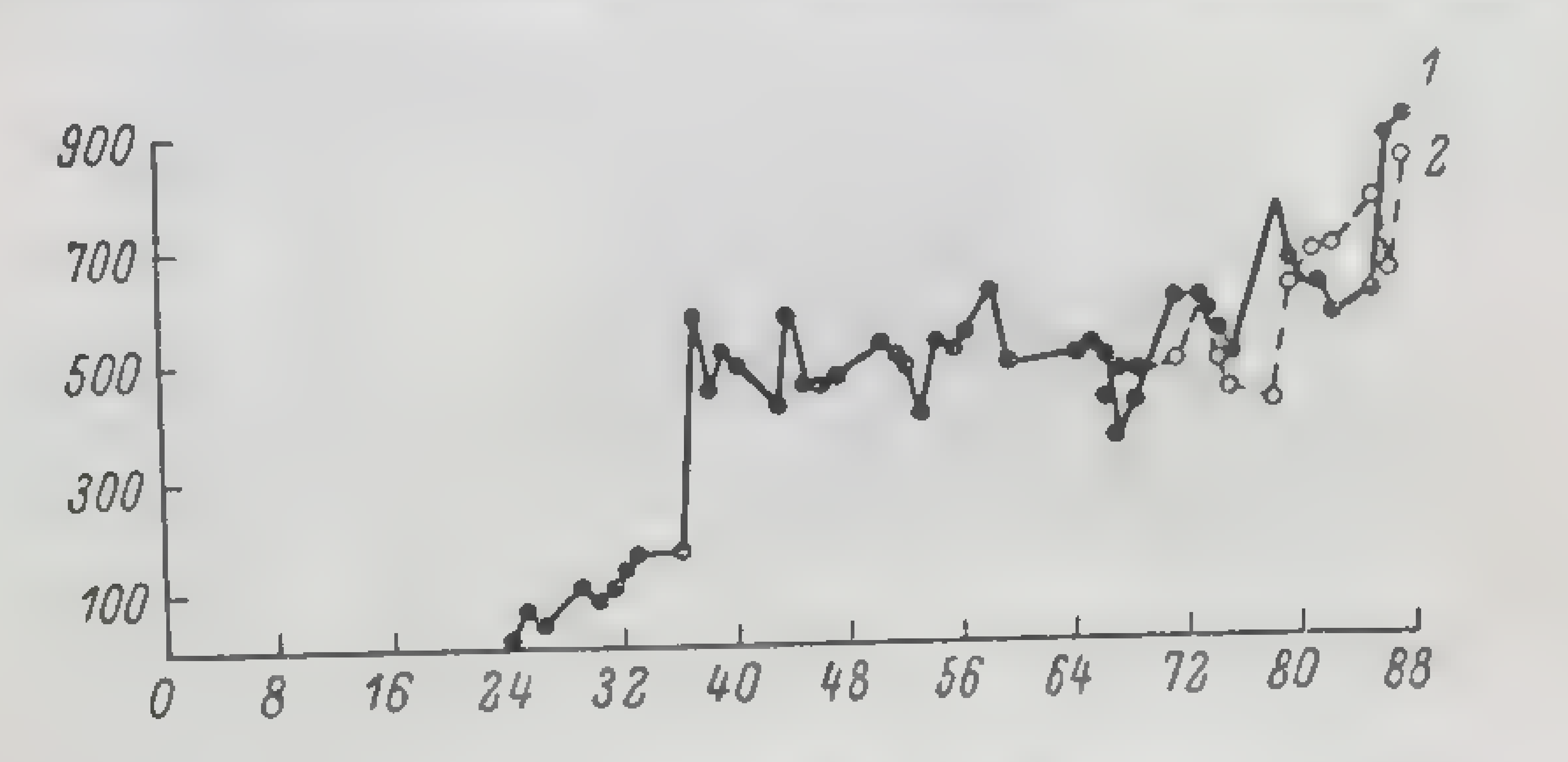


Рис. 9. Развитие деятельности запасания корма у молодняка золотистого хомяка, выращенного на жидкой пище (по: Понугаева, 1960).

1 — животные, начавшие запасать корм на 24-й день жизни; 2 — животные, начавшие запасать корм на 64-й день жизни. *По оси абсцисс* — возраст, дни; *по оси ординат* — запасание корма, г.

ном рационе в строгой изоляции от себе подобных и не только никогда не видавшие пастбища, но и никогда не принимавшие грубых растительных кормов, будучи выпущены на пастбище голодными, не обнаруживали никаких попыток пастись. Способность пастись появилась у них только через несколько дней содержания в стаде в порядке подражательного рефлекса. Следовательно, возникновение реакций, связанных с пастьбой, у копытных есть рефлекс условный.

Наблюдения над ранним постнатальным периодом в условиях пастбищного содержания овец (в Узбекистане) показали, что новорожденный ягненок следует за кормящей его матерью во время пастьбы и начиная со 2-го дня жизни повторяет движения головой, связанные с пастьбой матери (рис. 10). Однако в желудке забитых на 3-й день ягнят никогда растительного корма не обнаруживается. Таким образом, в порядке подражательного рефлекса формируется рефлекс пастьбы, являющийся по существу рефлексом условным. Это важно отметить в связи с тем обстоятельством, что в работе В. П. Климовой (1956) указывается, что при содержании новорожденных кроликов на молочном рационе обнаруживалась реакция на зеленый корм. В многочис-

[illegible]ных опытах К. Рахимова никогда ни в какие фазы развития [illegible]рожденного копытного, выращиваемого на молочном рационе, [illegible]ния было обнаружить этого безусловного рефлекса на растительный корм.



Рис. 10. Подражательные движения двухдневного ягненка, сопровождающего пастьбу овцы-матери (по: Рахимов, 1958в).

Мы связываем эти различия в формировании безусловных пищевых рефлексов у кроликов и копытных с разными экологическими условиями развития молодняка. У кроликов это — нора, у копытных — стадо с огромными возможностями формирования рефлекторной деятельности на основе подражания.

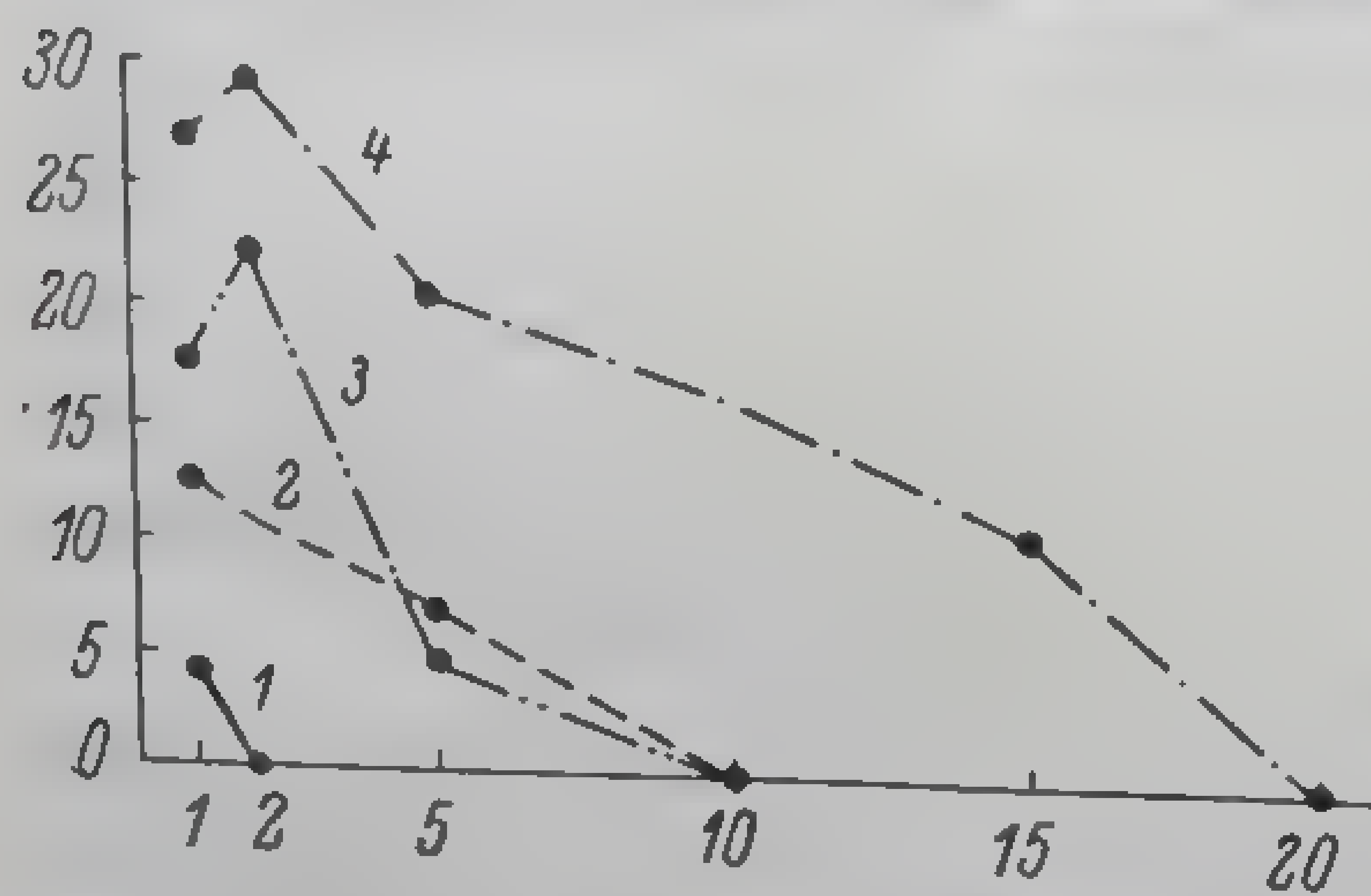


Рис. 11. Слюноотделение при механическом плюс тепловом раздражениях кожной поверхности в области темени и носа у ягнят в разные сроки после рождения (по: Рахимов, 1959).

Механическое раздражение: *1* — темени, *2* — носа; механическое плюс тепловое (34—41°) раздражение: *3* — темени; *4* — носа. *По оси абсцисс* — возраст животного, дни; *по оси ординат* — слюноотделение, мг/мин.

Ряд реакций животных, имеющих несомненно врожденный характер, в процессе постнатального развития исчезает. Примером может служить хорошо выраженное слюноотделение у новорожденного ягненка при температурном и тактильном раздражении кожной поверхности в области темени и носа, т. е. областей, раздражаемых при нормальном сосании молока у овцы-матери. Этот наблюдаемый до первого кормления эффект на протяжении первых 3 недель жизни исчезает. Первым на 2-й день исчезает эффект на

бестемпературное раздражение темени, на 10-й — на механическое плюс тепловое раздражение темени, а на 20-й день — на механическое и тепловое раздражение области носа. Эти реакции, поддерживающие в ранний период пищевое возбуждение животного, затем заменяются формированием условных рефлексов на вид, запах и голос овцы-матери (рис. 11).

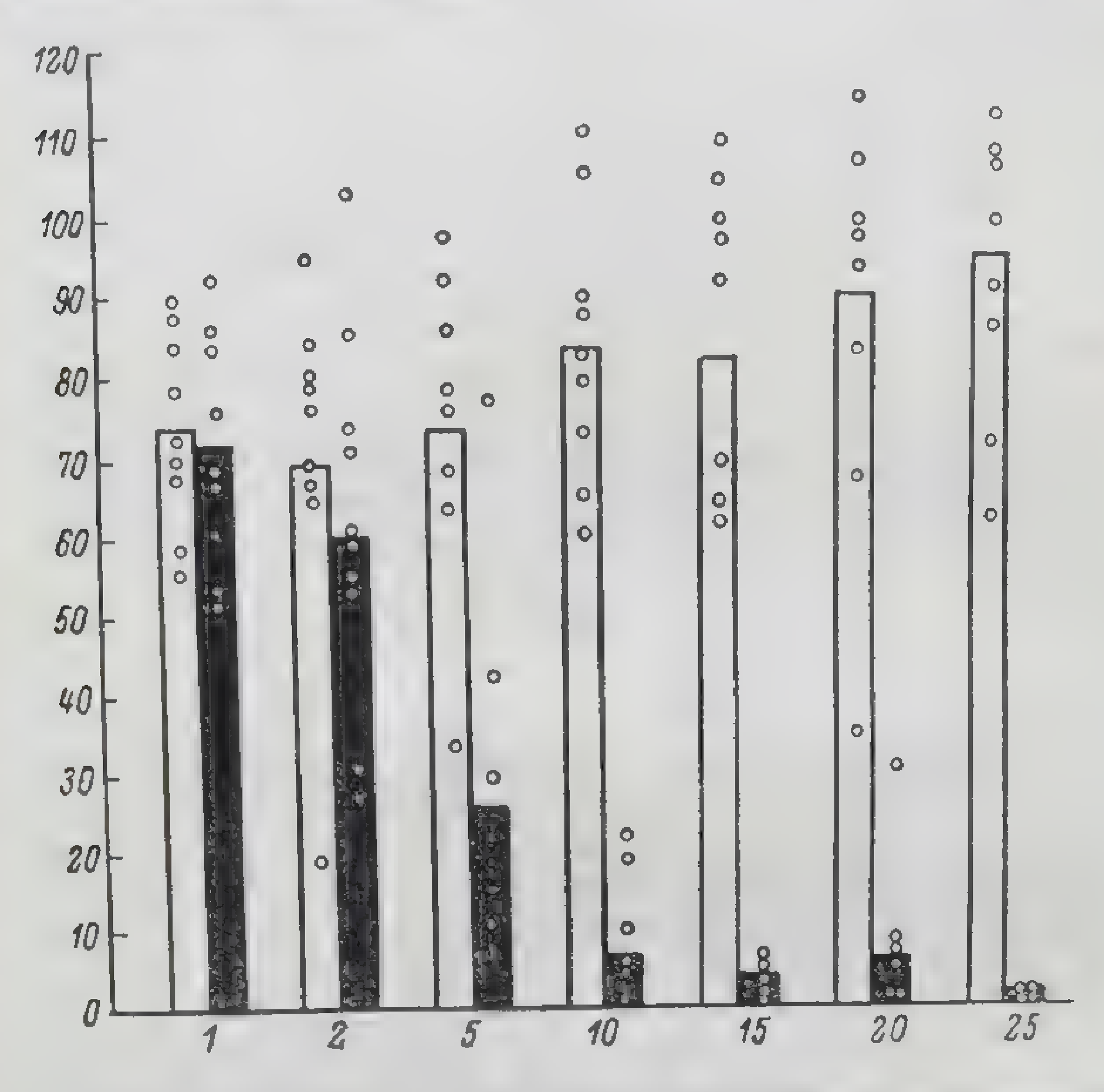


Рис. 12. Слюноотделение у ягнят при прикосновении овцы-матки (*белые столбики*) и чужой овцы (*черные столбики*) в разные дни после рождения (по: Рахимов, 1959).

Средние данные. *Точки* — секреция у отдельных животных, *Цифры внизу столбиков* — возраст животных, дни; *по оси ординат* — слюноотделение, мг/мин.

Доказательством этого положения служит постепенное образование дифференцировки на прикосновение морды овцы-матери и чужой овцы к мордочке ягненка. Только в первый день жизни эта реакция строго генерализована, и ягненок отвечает слюноотделением на прикосновение любой овцы. Начиная со второго и особенно с третьего дня жизни наблюдается строгая дифференцировка, нарушающаяся лишь в голодном состоянии животного (рис. 12).

Следовательно, несмотря на то что в процессе развития после рождения у всех без исключения животных происходит образование условных рефлексов — реакций, фиксирующих важнейшие

элементы среды развития, — можно утверждать, что роль врожденных и приобретенных элементов поведения у разных видов оказывается различной. Если практически натуральные (т. е. входящие в жизненный стереотип животного) условные рефлексы могут быть образованы на любой раздражитель, то в природных условиях можно выделить те из них, образование которых является обязательным для данного вида. Эту группу явлений можно выделить как особую форму обучения и памяти — форму облигатного обучения.

РОЛЬ НАТУРАЛЬНЫХ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ (ОБЛИГАТНОГО ОБУЧЕНИЯ) В ФОРМИРОВАНИИ ВИДОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Рассмотрение отдельных элементов врожденного поведения и его проявлений в целом бесспорно выявляет значительную его видовую специфичность. Однако формирование поведения в этом случае включает как многочисленные натуральные условные рефлексы, так и более сложные стереотипы. Изучение этих явлений представляет значительные трудности, так как определить время возникновения и даже происхождение отдельного натурального условного рефлекса далеко не всегда удается.

Эти явления были также изучены в нашей лаборатории на щенках домашней собаки, на грызунах и на копытных (ягнятах и взрослых овцах). Методика этих исследований довольно разнообразна. Принципиальная ее сторона заключается в изменении условий среды или некоторых ее элементов на протяжении определенных этапов жизни животного и наблюдении за изменениями отдельных форм поведения и регуляцией физиологических функций. Таким образом удается выявить некоторые стороны стимуляции типичных для вида форм деятельности, т. е. обнаружить сигнальные факторы, вызывающие и поддерживающие ее.

Обширные сравнительные исследования роющей деятельности разных видов грызунов, проведенные А. Г. Попугаевой, показали, что у каждого вида эта деятельность отличается характерным распределением работы и покоя, количеством вырытой земли, временем работы в течение суток, энергетическими затратами на килограмм вырытой земли. Следовательно, есть все основания рассматривать эту хорошо выраженную форму деятельности как врожденную, безусловнорефлекторную. Роющая деятельность может, как обнаружили эти исследования, возникать как на пищевом, так и на оборонительном раздражении. Дальнейшее изучение этого вопроса показало, что пищедобывательная роющая деятельность у желтогорлой мыши может вызываться как в порядке проявления ориентировочного рефлекса, так и в порядке условного рефлекса. Эти животные, по данным А. Г. Попугаевой (1954), способны выкапывать заложенные в землю ватки с новыми для них пахучими веществами, как например керосин. Повторение

таких опытов ведет к угашению ориентировочного рефлекса. Нельзя не отметить, что у отдельных особей обнаруживается особенно яркое проявление ориентировочной реакции; у других эта реакция выражена слабее. У желтогорлых мышей, только что выловленных из природы, ориентировочная реакция выражена значительно резче, чем у животных, проживших в лаборатории $1\frac{1}{2}$—2 года (Радько, 1957).

Образование условных пищевых рефлексов при раздражении обонятельного анализатора, как показали исследования А. Г. Попугаевой (1954) и Н. К. Радько (1957), происходит быстро, после 6—8 сочетаний. Возможна переделка сигнального значения обонятельного раздражителя в ассоциированной паре. По данным Н. К. Радько (1957), если кормить желтогорлую мышь на поверхности земли, то роющая пищедобывательная деятельность тормозится; можно образовать четкую дифференцировку на место и на глубину закладки корма.

Приведенные факты свидетельствуют о том, что роющая деятельность грызунов, несомненно являющаяся врожденным двигательным актом, постоянно возбуждается и тормозится условнорефлекторными влияниями. Перерезка обонятельного нерва, нарушающая стереотип соотношения ольфактивного и тригеминального компонентов обонятельного анализатора, сначала полностью прекращает пищедобывательную роющую деятельность (несмотря на выработанные предварительные положительные рефлексы), но затем эта деятельность восстанавливается (Радько, 1957).

Деятельность запасания корма, хорошо выраженная у ряда видов грызунов, является типичным примером инстинкта, не имеющего непосредственного значения для данной особи, но в конечном счете обеспечивающего существование популяции и вида в целом. Детальное изучение этого сложного рефлекса было произведено в нашей лаборатории А. Г. Попугаевой (1954) с применением точного учета запасенного корма, графической регистрации движений животного в специальной клетке с отделениями: гнездом, кормушкой, рабочей площадкой и специальным подвалом для затаскивания запасаемых пищевых и непищевых объектов (рис. 13).

Исследования показали, что выловленные из природы желтогорлые мыши в лабораторных условиях могут запасать значительные количества лесных орехов, семян подсолнуха, желудей, хлебных шариков, сухарей. Обычно непищевые вещества (вата, бумага) затаскиваются в гнездо, а пищевые в подвал. В течение первого года после отлова наблюдаются большие сезонные колебания в интенсивности деятельности запасания, на второй год количество запасаемого корма при одинаковых условиях остается постоянным с характерными для отдельных особей стойкими различиями. Количество запасаемого корма может превышать количество съеденного (за сутки, точнее за ночные часы активности) во много раз. Так, запасание 200—300 лесных орехов сопровож-

дается поеданием только 1—2 орехов за тот же период. Очевидно, здесь преобладает пищедобывательный компонент над собственно пищевой реакцией. В процессе осуществления этой деятельности можно наблюдать значительную дифференцировку по весу, твердости и пищевым свойствам запасаемого объекта. Деревянные шарики, по весу, величине и цвету близкие к лесным орехам, запасаются очень интенсивно, если их давать в сочетании с последними или после многодневного запасания лесных орехов. При этом можно наблюдать, как образованный условный рефлекс постепенно угасает. Если повысить пищевую возбудимость и дать голодному животному только деревянные шарики, то уже угашенный было условный рефлекс восстанавливается и запасание шариков возобновляется.

Все эти факты не оставляют сомнения в том, что сама деятельность запасания корма осуществляется при возбуждении пищевого центра, вызывающего активную пищедобывательную деятельность, которая не тормозится съеданием необходимой для животного пищи. Преобладание возбуждения над торможением в протекании пищевого рефлекса является основой для осуществления этой формы инстинктивной деятельности. Можно также сделать вывод, что исключительное значение в процессе запасания корма имеет образование условных рефлексов. Это касается условных рефлексов на место закладки корма, на характер пищевого объекта, на время, когда производится работа по запасанию. Оказалось возможным по воле экспериментатора увеличивать или уменьшать деятельноть по запасанию или приурочивать ее к определенным часам суток. Все это несомненно свидетельствует о том, что в осуществлении этой очень сложной и специализированной формы деятельности чрезвычайно важное значение имеет не только характер самих движений, но и врожденные соотношения возбудительного и тормозного процессов. На примере выжидающей добычу кошки можно судить об исключительной концентрации и силе тормозного процесса, а на запасающей корм желтогорлой мыши — о характерном преобладании возбудительного процесса. Интересно, что образо-

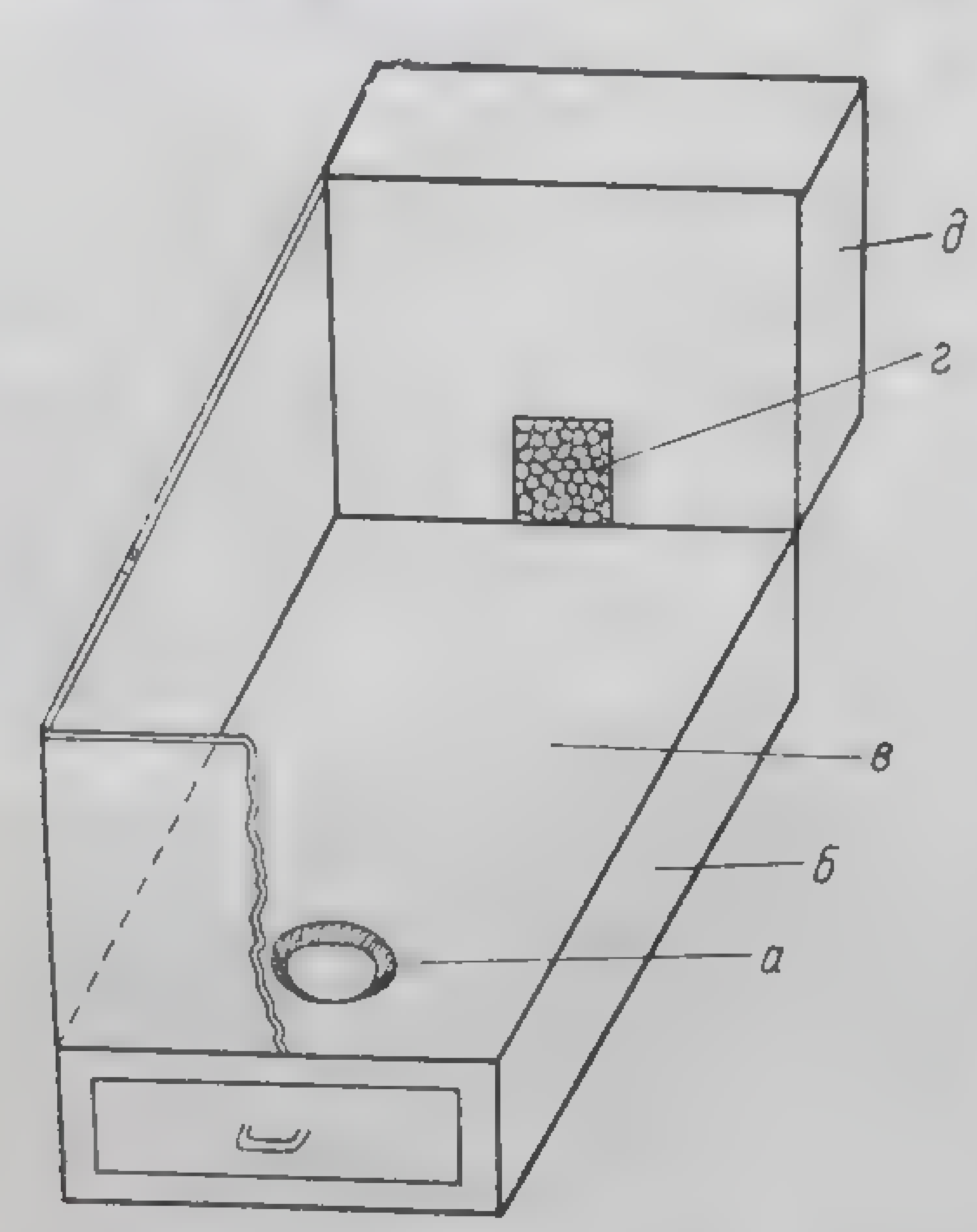


Рис. 13. Схема постановки опытов с изучением запасания корма грызунами (по: Понугаева, 1960).

а — вход в подвал; *б* — подвал для запасов; *в* — верхняя площадка; *г* — отверстие в кормушке; *д* — кормушка.

ванные дифференцировки на пищевые объекты растормаживаются в поздние ночные часы, когда возбудимость центральной нервной системы этих животных в силу особенностей их суточного ритма особенно велика.

Вся деятельность по запасанию корма входит в суточный стереотип животного и осуществляется в часы наибольшей активности. Трудные дифференцировки могут вести к нарушениям всего поведения животного. При этом характерно разрушение двигательного стереотипа: пищевые объекты начинают затаскиваться в гнездо, а вата и другие мягкие материалы — в подвал. Часто животное прочно меняет эти места. Иногда трудные дифференцировки приводят к срыву нервной деятельности, после чего запасание вовсе прекращается. Таким образом, и эта форма поведения со всей очевидностью направляется и осуществляется при самом непосредственном участии высших отделов мозга, хотя врожденные ее компоненты и определяют в конечном счете характер, самый биологический смысл протекающих реакций.

Очень характерной для всего отряда грызунов является ярко выраженная форма мышечной деятельности — грызение. Хотя грызение неодинаково выражено у различных видов, однако оно настолько специфично, что дало название и самому отряду.

Обычно принимается, что грызение обусловлено ростом зубов-резцов и поэтому часто рассматривается как результат раздражений, исходящих из полости рта.

Происхождение грызения несомненно в какой-то степени связано с актом еды, однако здесь имеются и существенные различия. Так, установлено, что во время грызения дерева у кролика не выделяется слюна. Л. А. Исаакян (1953) показала, что грызение сухих веток не вызывает у кролика последующего повышения газообмена, как после еды. Детальные исследования грызения на большой песчанке показали, что грызение зависит в значительной мере от температуры среды. При понижении температуры грызение становится более интенсивным, при повышении температуры эта деятельность прекращается. При помещении животного в более просторную клетку интенсивность грызения уменьшается, при перемещении в маленькую клетку — возрастает. Здесь выявляется связь между грызением и другими формами мышечной деятельности, например бегом, приемом пищи. Все эти предпосылки заставляют думать, что грызение, представляющее несомненно форму безусловнорефлекторной деятельности, связывается с другими формами мышечной активности в единый стереотип и в зависимости от этого стереотипа и протекает на протяжении суток.

Огромный материал, имеющийся в распоряжении исследователей, приводит к выводу, что практически не существует врожденных элементов (актов) поведения, которые бы не могли вызываться и корригироваться образованием временных связей, т. е. условных рефлексов. Обширные исследования лаборатории Л. Г. Воронина (1965) уже давно привели к выводу, что скорость

образования условных рефлексов не может служить критерием уровня развития центральной нервной системы животного, так как она одинакова у высших представителей позвоночных (млекопитающих и человека) и у низших — рыб, земноводных и пресмыкающихся. Это положение приходится распространить и на представителей беспозвоночных и тем самым признать, что корригирующая роль натуральных условных рефлексов не подверглась в процессе эволюции каким-либо значительным изменениям.

Вместе с тем экспериментальный материал свидетельствует, что далеко не все двигательные акты животного могут быть вызваны в порядке образования условного рефлекса и далеко не все координации при их нарушении исправлены последующим обучением и практикой. Так, например, Л. Г. Воронин указывал, что у собаки невозможно вызвать направленное движение хвостом путем образования условного рефлекса.

Наблюдается различная скорость образования условных рефлексов, регулирующих разные физиологические системы. Легче всего образовать условный рефлекс на легочное дыхание (частоту и глубину), труднее — на изменение частоты сердечных сокращений и еще труднее — на изменение процессов возбуждения в сердечной мышце (электрокардиограмму) (Быков, 1942).

Различная зависимость врожденного поведения от повторяющихся факторов внешней среды (смены дня и ночи, сезонных влияний, приливов) представляет довольно характерный признак для каждого вида животного (см. гл. V). Большое значение здесь имеет известная адекватность воздействия раздражителя и своеобразный «критический» период в развитии организма. Поэтому не приходится удивляться, что попытки изменить нормальное развитие поведения путем изменения факторов окружающей среды иногда оказываются безуспешными. Вейсс (Weiss, 1950) и Сперри (Sperry, 1958) переориентировали мышечные и нервные окончания у амфибий и млекопитающих таким образом, чтобы сместить нормальную ориентацию движения в обратном направлении. Несмотря на настойчивые попытки выработать условный рефлекс, переориентировать движения не удалось.

В опытах Гесса (Hess, 1956) на цыплят домашних кур надевался капюшон, в который были вставлены линзы или призмы для глаз (рис. 14). Птицы, выращенные в темноте, выносились на свет, и на них сразу же надевался капюшон с призмами, смещающими поле зрения обоих глаз на 7° вправо. Контрольные птицы были снабжены плоскими кусочками пластика. Гесс интересовался развитием координации между зрительной рецепцией и движениями клюва при клевании зерна. В частности, он стремился установить, научаются ли куры клевать точно, направив клюв в сторону предварительно разбросанных зерен. Оказалось, что первый клев экспериментальных птиц был направлен вправо от зерна. После нескольких дней практики в клеве было проведено сравнение между экспериментальными птицами и

контрольными. Обе группы клевали более точно, так как и у тех и у других клевки ложились более кучно. Однако клевки контрольных птиц концентрировались вокруг мишени, а экспериментальных по-прежнему на 7° правее мишени. Хотя птицы случайно и находили зерна, все же те, у которых были призмы, вскоре становились недокормленными и некоторые погибали. Таким образом,

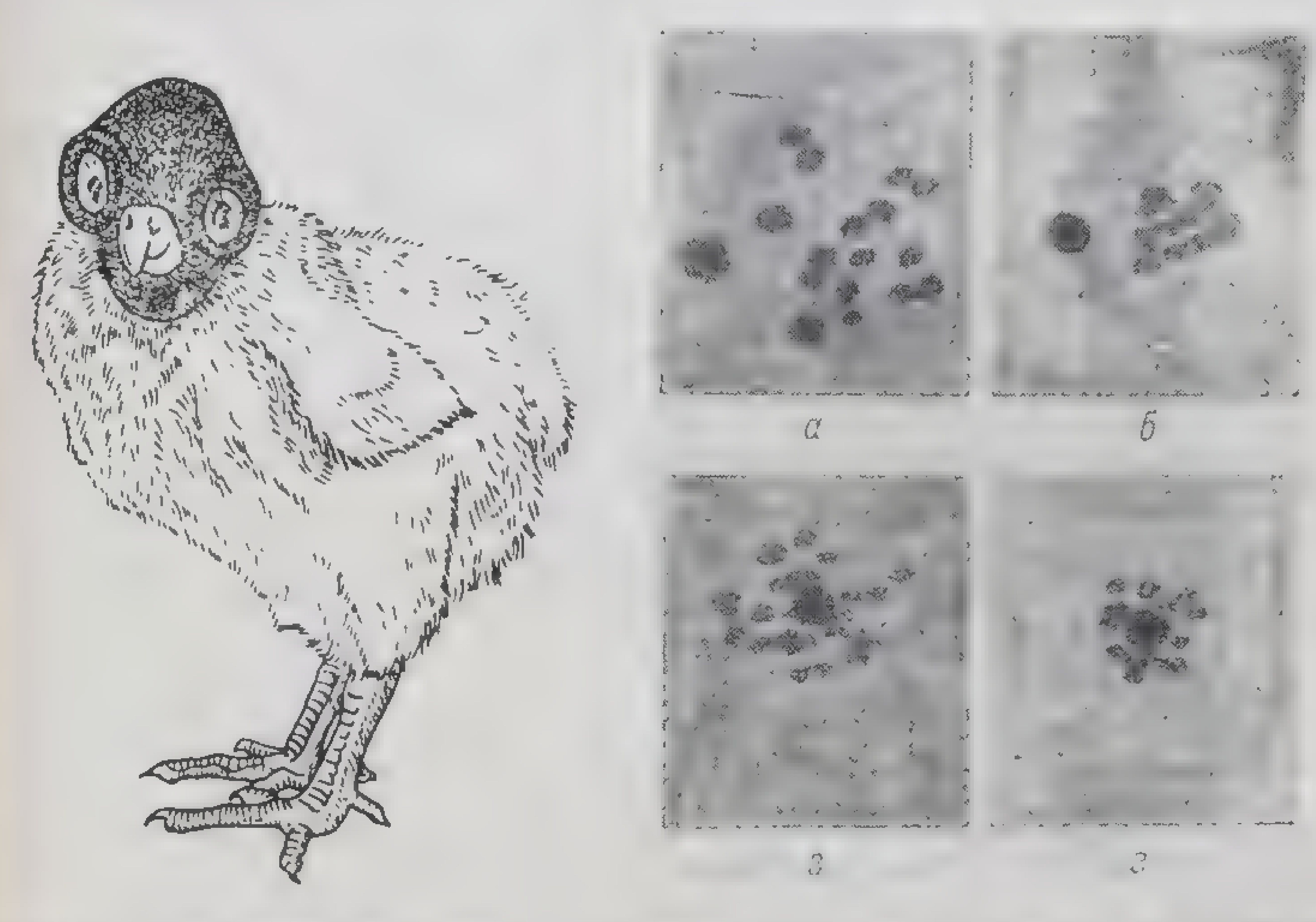


Рис. 14. Поведение цыпленка с надетыми на глаза призмами из пластика, отклоняющими видимый объект на 7° вправо (по: Hess, 1956).

а — однодневный цыпленок попадает клювом на 7° вправо от латунного гвоздя; *б* — получивший некоторый опыт 4-дневный цыпленок клюет более кучно, но все же попадает в среднем на 7° правее гвоздя; *в* — контрольный цыпленок с надетыми на глаза простыми плоскими стеклами клюет в мишень с самого начала и *г* — попадает более точно, накопив опыт.

обучение (практика) не могло изменить взаимоотношений между зрительным стимулом, получаемым с мишени, и ориентацией клевательных движений, направленных на эту мишень. Корригирующее влияние обратной афферентации здесь отсутствовало или было недостаточным.

Исследования Хогана (Hogan, 1973a, 1973b) позволили установить, что в формировании пищевой реакции цыпленка участвуют два процесса: созревание и индивидуальный опыт (обучение). Только что вылупившиеся цыплята клюют зерна и песок без разбора и до трехдневного возраста клевание пищевых объектов не оказывает влияния на эту генерализованную реакцию. На 2—3-й день жизни прием пищи ускоряет клевание, но это наблюдается лишь через некоторое время (10 мин.—1 час) после кормления. Принудительное введение корма в желудок не оказывает такого влияния. Это отсроченное учащение клевания не зависит

от состояния голода или насыщения, а связано только с предшествующим клеванием и рассматривается как обучение. Это обучение, однако, требует некоторого времени (около 1 часа) для формирования реакции.

В естественных условиях при наличии самки-матери наблюдается ярко выраженная подражательная реакция начиная с 1-го дня жизни. Это наблюдалось не только в реальной обстановке, но и при использовании модели курицы, «клевавшей» зерна разного цвета (Turner, 1964). Можно сослаться на многочисленные данные, полученные в лабораторной обстановке Н. К. Радько (1957), А. И. Щегловой (1958), Э. Р. Уждавини (1958а, 1958б), А. Г. Попугаевой (1960) и указывающие, что образование условного рефлекса существенно изменяет распределение отдельных форм деятельности во времени, в пространстве, в характере чередования отдельных ее элементов. Так, например, при содержании в клетке песчанок условный рефлекс на место может направить животное на грызение сухого или влажного дерева, но не изменит самого акта грызения. Условные рефлексы, образованные с различных анализаторов, могут определять режим рытья земли, выкапывание пищевого или непищевого объекта на различной глубине. Может быть изменен и характер протекания многих видов актов поведения, например выкапывания объектов только с непищевым запахом (орехов, смоченных керосином или одеколоном) (Попугаева, 1954; Свириденко, 1954). Все описанные выше явления подвергаются дифференцированию и угашению.

Типичные условные рефлексы могут быть образованы и в природе. Впервые систематически образование искусственных условных рефлексов в естественных условиях обитания животного в опытах на сусликах и ондатрах было изучено Р. Реймовым (1968, 1972). На таких типичных для этих видов реакциях, как пищевая, ориентировочно-оборонительная, оборонительная, были выявлены закономерности образования, упрочения и угашения условных рефлексов. В эти двигательные реакции включались типичные элементы поведения для этих видов грызунов, как-то: поза «столбик» для суслика, фиксация раздражителя, общая для диких видов грызунов. Реймов детально рассматривает фазы развития ориентировочно-оборонительных реакций, свойственных исследованным видам в природной обстановке. Этот пример свидетельствует о широких возможностях использования классического метода условных рефлексов для анализа сложных форм поведения у весьма специализированных видов организмов.

СЛОЖНЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ В ПРИРОДЕ И В ЛАБОРАТОРИИ

Наиболее сложной оказывается проблема физиологического анализа поведения, наблюдаемого непосредственно в природной обстановке. Здесь, как правило, исследователь сталкивается не

только с влиянием большого количества факторов среды и условий жизни, но и с неоднородной по генетическому составу популяцией вида, со значительной индивидуальной изменчивостью у отдельных представителей. Тем не менее полевые исследования поведения животных, учитывающие образование натуральных условных рефлексов, в последние годы получили широкое развитие в нашей стране. Поведение, приуроченное к определенным условиям существования, часто связанным с хозяйственной деятельностью человека, может рассматриваться как пример адаптивного поведения вида или популяции вида. Здесь особенное значение приобретают общие черты приспособления дикого животного к человеку, к создаваемым им новым раздражителям в природной обстановке (синантропизация), приспособления животных к обитанию в городах (урбанизация) и, наконец, более интенсивный и связанный с активным воздействием человека на дикую фауну (длительное приручение и отбор) процесс одомашнивания (доместикация). Все перечисленные типы влияния деятельности человека на поведение диких животных изучаются в полевой обстановке зоологами, и уже сейчас отечественная этология располагает достаточным материалом, чтобы анализировать пути формирования поведения животных в поле. Можно указать на исследования ряда зоологов, проведенные в этом направлении (Баскин, 1970, 1972; Мантейфель, 1970, 1974; Владышевский, 1972; Формозов, 1972; Шилов, 1972; Салганский, 1974, и мн. др.). Количественный метод изучения (этограммы) позволяет не только проводить сравнение между отдельными видами, но и достаточно точно выявить влияние отдельных факторов среды, возрастные и половые различия, а также межвидовые взаимоотношения.

Количественное изучение поведения — составление этограмм — за последние годы получило широкое распространение и в работах советских исследователей, что нашло свое отражение в монографиях П. М. Баскина (1970), Б. П. Мантейфеля (1970), Д. В. Радакова (1972) и в отдельных исследованиях (Корытин, 1968; Кескпайк, 1972; Наумов, 1972; Саблина, 1972; Шилов, 1972, и мн. др.). К этим исследованиям следует отнести и некоторые работы по изучению суточного ритма (Пономарева, 1971а, 1971б, 1971в; Серебров, 1972).

Особый интерес представляет составление моделей поведения, основанных на распределении отдельных форм поведения, и попытки математического анализа этих явлений (Баскин, 1972; Напалков и др., 1972). Предлагаемые для анализа природных явлений модели касаются разных сторон поведения, главным образом адаптивных его сторон. Так, предлагается модель автоматического регулирования на популяционном уровне, модели обучения и самообучения, модели оборонительного поведения и опасных ситуаций, модели игр. Несомненно, количество моделей поведения может быть увеличено. Нам представляется, что такой путь экспериментального анализа значения природных форм по-

ведения может быть перспективным только при достаточно точном, а главное, количественном подходе к регистрации поведения. В этом, собственно, и ценность метода этограмм как объективного способа регистрации самых сложных явлений деятельности животного организма. В плане строгого фиксированного анализа поведения животных как в полевых условиях, так и в условиях неволи — видового «стереотипа» поведения — были проведены исследования Л. Н. Ердакова (1972а, 1972б). Здесь на основе непрерывной регистрации отдельных форм поведения (схематически выделено 7 форм поведения) были установлены суточные кривые отдельных его форм, влияние группового поведения на отдельные формы деятельности водяной крысы и обыкновенного хомяка. Вероятностный анализ элементов поведения позволяет предусмотреть стереотипы поведения вида.

В этих первых попытках разработки математических моделей видового поведения животных нельзя не видеть важнейшего и перспективного пути изучения детерминированного генотипически и фенотипически поведения отдельных видов и их популяций. Этот путь исследования отличается от многочисленных наблюдений натуралистов над особенностями поведения, связанными с изменениями условий среды, деятельности человека (урбанизация фауны), изменениями роли видовых отношений в биоценозе, носящими характер одиночных констатаций явлений, значимость которых для экологии вида не может быть оценена количественно. Есть все основания предполагать, что развитие метода этограмм для экологической характеристики вида будет иметь не меньшее значение, чем метод хронометража производственной работы человека имел для научной организации его труда.

Количественная характеристика поведения отдельных видов в природе и в условиях эксперимента приобретает особое значение и при изучении генетики поведения. Здесь вскрываются самые тонкие различия в структуре двигательных актов, их последовательности, значение пространственных отношений, различия в групповой структуре у представителей отдельных видов и т. д. В этом плане развиваются представления об «этологической структуре популяции», основанные на изучении физиологических особенностей сигналов животных, т. е. по существу изучения «языка» животных, имеющего значение для формирования так называемой социальной организации популяций видов (Наумов, 1972).

Основным исходным моментом в изучении генетики поведения в нашей стране явились положения И. П. Павлова, что в основе сложного поведения организма лежит как наследственный генетический элемент, так и индивидуально приобретенные черты. Экспериментальное изучение этих взаимоотношений пошло по линии изучения генетики типологических особенностей высшей нервной деятельности (Крушинский, 1946, 1960; Федоров, 1959, 1966; Беляев, 1963).

В настоящее время можно выделить несколько самостоятельно развивающихся направлений в генетике сложных форм поведения организма. Эти направления отражают в основном уровни, на которых проводятся как экологические, так и генетические и физиологические исследования. Так, в работах наших лабораторий (Попугаева, 1960; Уждавини, Шепелева, 1966; Слоним, 1967; Шепелева, 1971а) основное внимание было уделено изучению врожденных наследственных координаций (безусловных рефлексов по Павлову), их взаимоотношений с натуральными условными рефлексами. Однако такой анализ производился лишь на уровне изучения элементарных двигательных актов.

Специально генетический аспект в изучении поведения последовательно проводится в многолетних исследованиях Д. К. Беляева и сотр. (Беляев, 1962; Беляев, Трут, 1964; Трут, 1969).

В этих исследованиях объектом изучения являются «типы» поведения (активно- и пассивно-оборонительного) в связи с функцией размножения лисиц, норок. Селекция чернобурых лисиц по признаку наличия той или другой формы оборонительной реакции позволила выделить их как самостоятельные признаки. В исследованиях Д. К. Беляева и его сотрудников изучается не генетическое происхождение отдельных двигательных элементов (координаций), а сама направленность поведения, т. е. явление, которое в этологии получило название аппетенции. Подобные же исследования на собаках были проведены Л. В. Крушинским (1960). Еще более «высоким» уровнем изучения наследственных форм поведения можно считать попытки выявления элементарной рассудочной деятельности животных (Крушинский и др., 1968). Эти исследования выявили ряд врожденных синтетических реакций, лежащих в основе рассудочной деятельности при оценке пространственных отношений, мерности предъявляемых фигур. Эта способность связывается авторами и с образованием «общественных» отношений у животных (Крушинский и др., 1968, 1972).

Вопрос о генезисе отдельных форм поведения и деятельности является центральным не только для самой проблемы поведения, но и для многих аспектов экологии и экологической физиологии. Этой проблеме в физиологии высшей нервной деятельности уделяется сравнительно немного места, поскольку обычно речь идет о приобретенной деятельности.

Наиболее четко вопрос о формировании сложных форм поведения был поставлен в работах сотрудников К. М. Быкова (Быков, Слоним, 1949, 1960; Попугаева, 1960; Слоним, 1961, 1967; Уждавини, Шепелева, 1966). Было выдвинуто представление о сложнорефлекторном акте как о системе, в которую входит кроме врожденного компонента поведения и элемент приобретенный, возникающий и развивающийся в течение индивидуальной жизни. Таким образом, врожденные, безусловные рефлекторные акты и более сложные формы поведения вызываются не только

врожденными, генетически запрограммированными раздражителями, но и агентами внешней и внутренней среды организма, приобретающими в связи с условиями развития постэмбрионального организма характер натуральных условных рефлексов.

Близкую точку зрения представляют взгляды Л. В. Крушинского (1960), выдвинувшего положение об унитарных реакциях организма, также включающих врожденный и приобретенный компоненты. Такие унитарные реакции являются неразделимыми: и врожденный и приобретенный компоненты здесь слиты воедино. Нам представляется, что такая позиция оправдана лишь в свете чрезвычайных трудностей, связанных с точными выделениями врожденных и приобретенных элементов из сложных форм поведения животного организма. Перспективы развития нейрофизиологии и нейрохимии нервной системы, гормональных механизмов формирования поведения, наконец, структурный биодинамический и математический метод изучения и анализа стереотипов поведения отдельных видов — все это методы будущих исследований сложных форм поведения, пока еще совсем не использованные в плане генетических исследований.

Следует, однако, остановиться на представлениях о так называемой сигнальной наследственности, связанной с подражанием и обучением особи в стаде или в семье и передаваемой таким образом последующим поколениям. Некоторые исследователи полагают, что эта сигнальная наследственность занимает как бы промежуточное место между врожденными и приобретенными элементами поведения (Мантейфель, 1972), так как опыт здесь сохраняется в поколениях, не затрагивая генетического аппарата формирования поведения. Экспериментальные исследования, которые бы обосновывали наличие такой сигнальной наследственности, нам неизвестны. Вместе с тем очень многочисленные факты изменений поведения диких животных в связи с изменением условий среды человеком (Баскин, 1972; Владышевский, 1972), особенности поведения, наблюдаемые на границе ареала (Некрасов, 1972), примеры из области одомашнивания диких видов (Кнорре, 1956; Симкин, 1972; Салганский, 1974) не могут рассматриваться только как случаи образования натуральных условных рефлексов на измененные факторы среды. Разработка экспериментальных моделей таких популяций животных и строгие количественные полевые наблюдения представляются здесь весьма перспективными путями исследования этих чрезвычайно важных для понимания эволюции форм поведения.

Глава III. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

СТАДИИ РАЗВИТИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Основными проблемами учения о поведении являются вопросы его формирования на различных стадиях эмбрионального и постэмбрионального развития, влияние различных факторов внешней и внутренней среды на процесс его развития. Формирование поведения (впрочем, как и других форм физиологических функций) всегда рассматривается с двух точек зрения. Одна из них предполагает наличие той или иной степени зрелости организма, а наличный круг поведенческих актов трактуется как отражение генетически предопределенной программы развития этих явлений. Эта крайняя точка зрения в настоящее время имеет мало сторонников, и поэтому учение о формировании целостного поведения направлено главным образом на выявление ведущих факторов в онтогенезе.

Однако и при изучении проблемы только с позиций зрелости организма исследователи придерживаются двух направлений. Одни из них ставят задачей изучение элементов поведения и более сложных его проявлений в связи с формированием отдельных участков центральной нервной системы, миелинизации нервных проводников, с формированием в отдельные возрастные периоды гормональных отношений и т. д.

Классические работы Ленгворси (Langworthy, 1928), Куо (Kuo, 1932), Е. Г. Когхилла (1934), Гукера (Hooker, 1952), Гамбургера (Hamburger, 1968) и другие рассматривают в этом плане сроки проявления и созревания отдельных элементов поведения, генетически свойственных отдельным видам или более широким таксономическим группам.

Другое направление исследований может быть охарактеризовано как экспериментальное изучение динамики развития поведения. Сюда относятся опыты с изучением воздействия факторов на материнский и детский организм, т. е. изучение фенотипических изменений поведения как в природных, характерных для данного вида условиях существования, так и искусственных, в связи с направленным выращиванием животных или воспитанием определенных форм поведения и деятельности у человека.

Этой стороне дела, т. е. изучению динамики развития поведения в эксперименте, и посвящена настоящая глава.

При изучении этих вопросов усилия исследователей консолидировались в нескольких направлениях, и нам представляется важным в рамках настоящего изложения обратить внимание на три основные проблемы: проблему запечатлевания-импринтинга, проблему раннего опыта (early experience) и проблему формирования сложнорефлекторной деятельности.

Исторически сложилось так, что рассмотрением формирования поведения занимались исследователи различных специальностей, что наложило отпечаток не только на толкование добытых фактов, но и на возможности их сопоставления и анализа. Так, изучением запечатлевания-импринтинга занимались психологи, и главным образом в плане формирования внутривидовых стадных и «социальных» отношений. Отчасти эта проблема изучалась зоологами в плане исследования формирования реакций организма на биотические факторы среды.

Изучением раннего опыта животного, т. е. влияния отдельных факторов среды на поведение растущего организма, также занимались психологи, широко исследовавшие биотические влияния и особенно вмешательство человека. Отсюда обширный круг исследования влияний таких процедур, как «хендлинг» (handling), поглаживание (gentling), выращивание «любимцев» в домашних условиях и в изоляции, «свободное» и «ограниченное» содержание и т. д., т. е. таких воздействий, интенсивность которых, несмотря на самое строгое повторение условий эксперимента, никак не может быть охарактеризована количественно. Это в значительной мере относится и ко всем опытам, где исследователи пытались изучить влияния «социального» фактора, «социального давления» и т. д.

Наконец, формирование врожденного поведения и его связи с приобретенным, т. е. сложнорефлекторной деятельностью, изучено главным образом физиологами и отчасти этологами. Поэтому характер знаний по этой проблеме значительно отличается от двух предыдущих. Нам представляется все же весьма важным рассмотреть все эти данные в их сопоставлении, что позволит в какой-то мере обобщить их, а главное, наиболее четко очертить пробелы наших знаний в этой области.

ЗАПЕЧАТЛЕВАНИЕ (ИМПРИНТИНГ) КАК САМАЯ РАННЯЯ ФОРМА ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ

Среди явлений индивидуального приспособления (адаптации) организма особое место занимают процессы, возникающие на ранних этапах постэмбрионального развития, связанные с условиями существования в гнезде, в стаде или группе (семье), в окружении родителей (матери) и т. д. Эта тонкая адаптация

новорожденного млекопитающего или только что вылупившейся из яйца птицы к сложному сочетанию зрительных, слуховых, температурных и химических раздражителей получила общее наименование запечатлевания (imprinting — англ. или Prägung — нем., во французском языке эквивалента нет).

С биологической точки зрения импринтинг является той первичной связью между новорожденным и родителями, которая как бы замыкает цепь превращений, имевших место в эмбриональном периоде, и позволяет животному быстро реализовать уже сформированные в эмбриогенезе механизмы реагирования и адаптации на биотические и абиотические факторы внешней среды. С этой точки зрения запечатлевание является одной из форм долговременной памяти (Sluckin, 1965).

Явление запечатлевания было описано орнитологом Лоренцем (Lorenz, 1937), показавшим, что у выводковых птиц реакция следования молодняка за самкой возникает сразу после однократной экспозиции взрослой особи того же или другого вида. Возникающая при этом реакция «предпочтения» может иметь разнообразное двигательное выражение, звуковой компонент и т. д. Важным является, однако, то обстоятельство, что образовавшаяся быстро связь оказывается также чрезвычайно прочной и не может быть заменена другими связями, поэтому новорожденный организм обладает очень ограниченным количеством валентностей для образования таких связей с внешней средой.

Лоренц (Lorenz, 1937) говорил об импринтинге как о процессе овладения биологически «правильной» целью социальных реакций путем выработки условных рефлексов не у одного отдельного представителя вида, а у всего вида как такового. Импринтинг изучался в основном на птицах, хотя аналогичное явление было отмечено и у других животных, включая млекопитающих (Hess, 1959).

Импринтингом называют также особый тип быстрого обучения, которое отличается от ассоциативного обучения следующими чертами: 1) импринтинг (по Лоренцу) возникает только в течение вполне определенного периода на самых ранних стадиях жизни животного, периода, во многих случаях весьма кратковременного; 2) действие импринтинга необратимо; 3) импринтинг определяет последующее поведение взрослого животного; 4) импринтинг может переноситься (генерализоваться) со специфического объекта-стимула на другие объекты того же класса, из которого происходит объект-стимул, т. е импринтированное животное скорее будет реагировать на видовые (более общие) характеристики объекта-стимула, чем на индивидуальные особенности объекта.

Импринтинг рассматривается как процесс и как таковой не может быть измерен непосредственно. Для изучения возникшего в результате импринтирования поведения чаще всего рассматри-

вают реакцию «следования» или предпочитаемое (преферентное) поведение.

Наиболее распространенная методика изучения импринтинга у птиц заключается в том, что сразу после вылупления цыплята или утята помещаются перед импринт-объектом (макетом птицы, геометрической фигурой, источником звуковых сигналов и т. п.), а затем через определенные сроки происходит тестирование, т. е. наблюдение за поведением таких импринтированных животных.

Реакция птиц может изучаться количественно путем изучения времени следования по кругу за импринт-объектом, преодоления при этом препятствий, например, порогов разной высоты и т. д.

Особое место при изучении импринтинга занимает выявление так называемого чувствительного периода. У уток начало этого периода было обнаружено между 13-м и 16-м часами после вылупления, окончание к 30 час. У цыплят чувствительный период наступает несколько раньше — на 1—8-м часе после вылупления. Через 30—36 час. после вылупления у цыплят и утят экспонирование импринт-объекта вызывает реакцию страха и не оставляет реакции запоминания. Появление страха служит критерием конца критического — чувствительного — периода.

До сих пор остается неясным, каким образом связаны между собой реакции следования и страха (избегания). По-видимому, они заложены в генетическую программу развития организма (Sluckin, 1965). В равной мере не решен вопрос и о биологической значимости того или другого раздражителя (фактора) внешней среды, на который по преимуществу развивается запечатлевание. Возможно, что на слуховые раздражители у птиц (а возможно, и у других животных) запечатлевание развивается раньше, так как они могут действовать на слуховую рецепцию еще до рождения или вылупления (Gottlieb, Klopfer, 1962). Импринтинг на зрительные раздражители, естественно, может развиваться значительно позже. Так, на вспышки красного и желтого света у цыплят, после вылупления содержавшихся в течение 30 мин. при освещении белым светом, импринтинг развивался быстрее и точнее, чем у цыплят, содержавшихся такое же время в темноте. Предполагается, что постоянный свет активизирует функции зрительных путей и тем самым стимулирует «обучение» (Bateson, Wainright, 1972).

Гесс (Hess, 1959) тщательно изучил импринтированное поведение кряквы и домашнего цыпленка (рис. 15). Он установил, что критическим периодом для импринтирования является первый день жизни, так как наиболее эффективное импринтирование (85% положительных ответов) было получено у птиц, которым показывали движущийся манок в промежутке между 13-м и 16-м часами жизни. Меньше (около 50%) положительных реакций наблюдалось у них между 1-м и 4-м часами жизни и не более 20% положительных реакций у утят и цыплят в возрасте старше 24 час. Существование критического, или чувствительного, периода в са-

мом начале жизни было многократно подтверждено и может быть принято как установленный факт (Denenberg, 1967) (рис. 16).

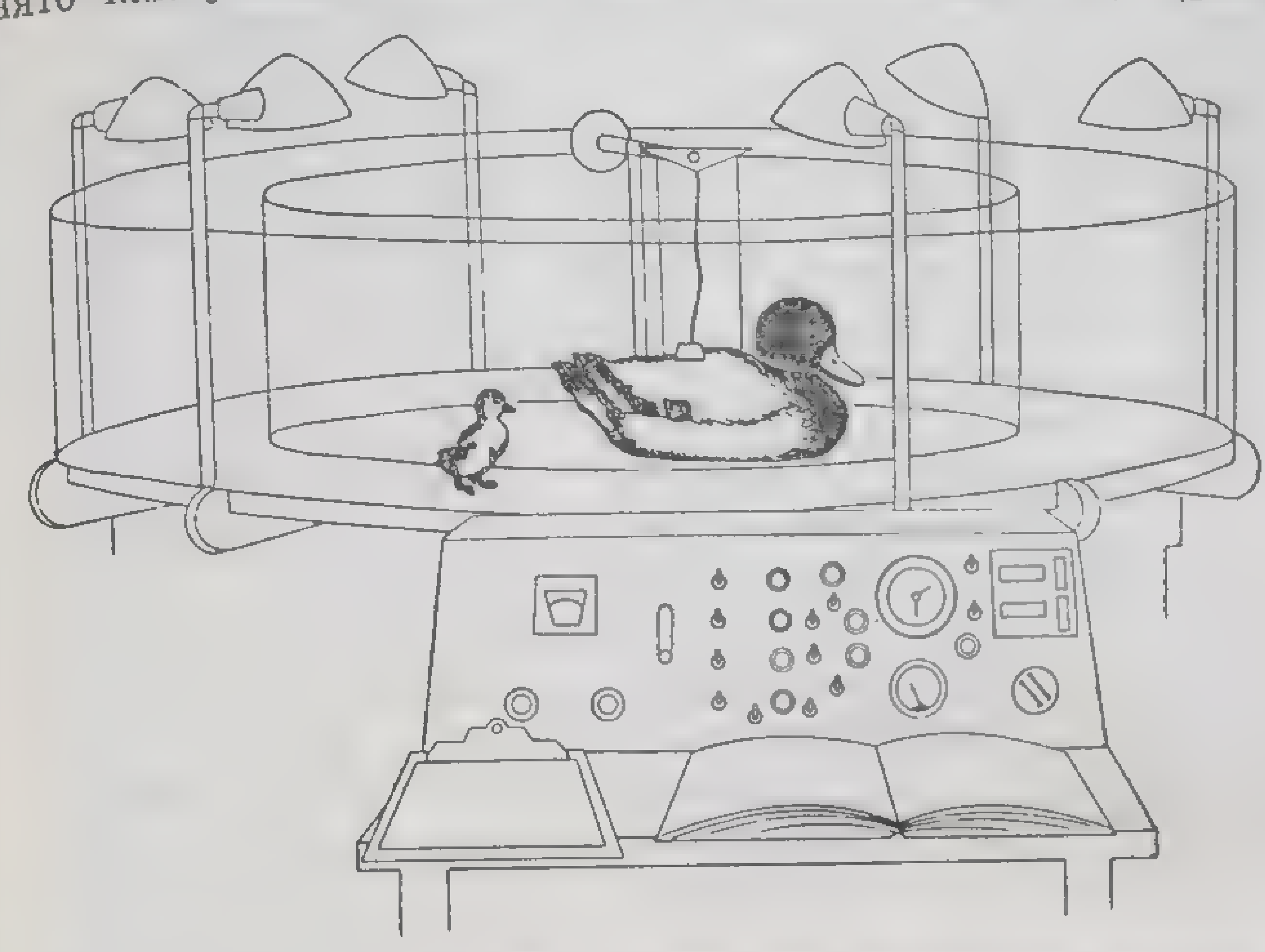


Рис. 15. Прибор, используемый для изучения импринтинга (реакции следования) у птиц (по: Hess, 1959).

Движения модели утки регулируются со щитка управления внизу. Утенок следует за моделью.

Однако утверждение, что импринтинг необратим, не всегда подтверждается. Хайнд и др. (Hinde et al., 1956) изучали реакцию следования у молодых лысух *Fulica atra* и камышниц *Gallinula chloropus* и пришли к выводу, что и первые две характеристики процесса импринтинга, данные Лоренцем (наличие чувствительного периода и необратимость), не наблюдаются у этих птиц. Мольтц (Moltz, 1960) также пришел к выводу, что выработка реакции следования не определена строго ограниченным специфическим периодом в онтогенезе и не является необратимой после

Рис. 16. Средняя скорость следования у импринтированных и контрольных цыплят (по: Moltz, 1963).

Светлые столбики — импринтированные цыплята, *заштрихованные* — контрольные. *По оси абсцисс* — возраст цыплят, часы; *по оси ординат* — средняя скорость следования, сек.

формирования. Классическим объектом исследования импринтинга является молодняк зреловылупляющихся (выводковых) птиц; из млекопитающих таким объектом явились морские свинки в лаборатории, а в естественных условиях копытные (козы, овцы, лоси), а также обезьяны. Выбор объектов здесь определяется зрелостью животного при рождении, которая позволяет экспериментировать с использованием раздражения ряда сенсорных систем.

Бейтсон (Bateson, 1966) подверг детальному изучению зрительный и слуховой контакт птиц с импринтируемым объектом. Его исследования были связаны с развитием зрительных предпочтений и различений у цыплят в зависимости от характера среды их выращивания. Например, при вылуплении цыплят помещали либо в черно-белые, либо в желто-красные загоны (Bateson, 1964а, 1964б). В трехдневном возрасте цыплят подвергали испытанию в приборе, аналогичном прибору Гесса. Половине каждой группы показывали движущуюся черно-белую модель, другой половине — желто-красную. Цыплята, которым показывали модель знакомой окраски, избегали ее в течение более короткого времени и положительно реагировали на нее скорее, чем цыплята, для которых окраска ее была несхожей с цветом загона. Отсюда Бейтсон (Bateson, 1964а) сделал вывод, что цыплята усвоили детали своего изолированного загона и смогли выбирать между ним и несхожими объектами. Далее он показал, что при одинаковой яркости окраски загонов (черно-белых и серых) поведение в ней цыплят зависит от заметности стен (Bateson, 1964б). Эта заметность сказалась и на том, что большее количество однодневных цыплят подходило к заметным неподвижным объектам, чем к незаметным. Два последующих эксперимента позволили установить, что заметность загона, в котором выращивались цыплята, играла определенную роль в степени избегания нового движущегося объекта: в обоих исследованиях цыплята, выращенные в незаметных загонах, избегали новую движущуюся модель в течение более короткого времени, чем выращенные в заметном. Следовательно, эффективность стимула при импринтировании связана с его заметностью и явление импринтинга может возникать не только на движущийся, но и на неподвижный объект. Большое значение в формировании импринтинга имеет сочетанное действие раздражителей. Так, цыплят через 23 и 47 час. после вылупления импринтировали на родительский зов в сочетании с видом курицы или только на зов без зрительного раздражения. При тестировании одновременной подачей зрительного и слухового раздражителя первые реагировали только на звук. Импринтированные только на зов не отвечали на него адекватной реакцией. Следовательно, зрительный стимул является более значимым, нежели слуховое раздражение (Cowan, 1974).

В нашей лаборатории И. А. Якименко (1971) помещала морских свинок сразу после рождения в коробочки, внутри окрашенные в зеленый, красный, черный цвета. Коробочки могли откры-

ваться в общий манеж. После однократного отсаживания в такие коробочки молодняк испытывался на избирательную реакцию на цвет коробочки. Животные, помещенные в манеж и оставленные там на 4 часа, заходили в коробочки, окрашенные в цвет, соответствующий полученному ими ранее раздражителю (рис. 17).

Отсюда становится понятным «запоминание» животными местности, местоположения норы, гнезда и т. д. Таким образом, связи, возникающие при запечатлевании, оказываются значительно шире, чем реакция следования, о которой речь шла выше. В природных условиях импринтирование на стационарные условия гнезда у кряковой утки было описано Бъерволлем (Bjärvall, 1967).

Решающим моментом при выявлении запечатлевания является момент тестирования. Существует два типа тестов: тест

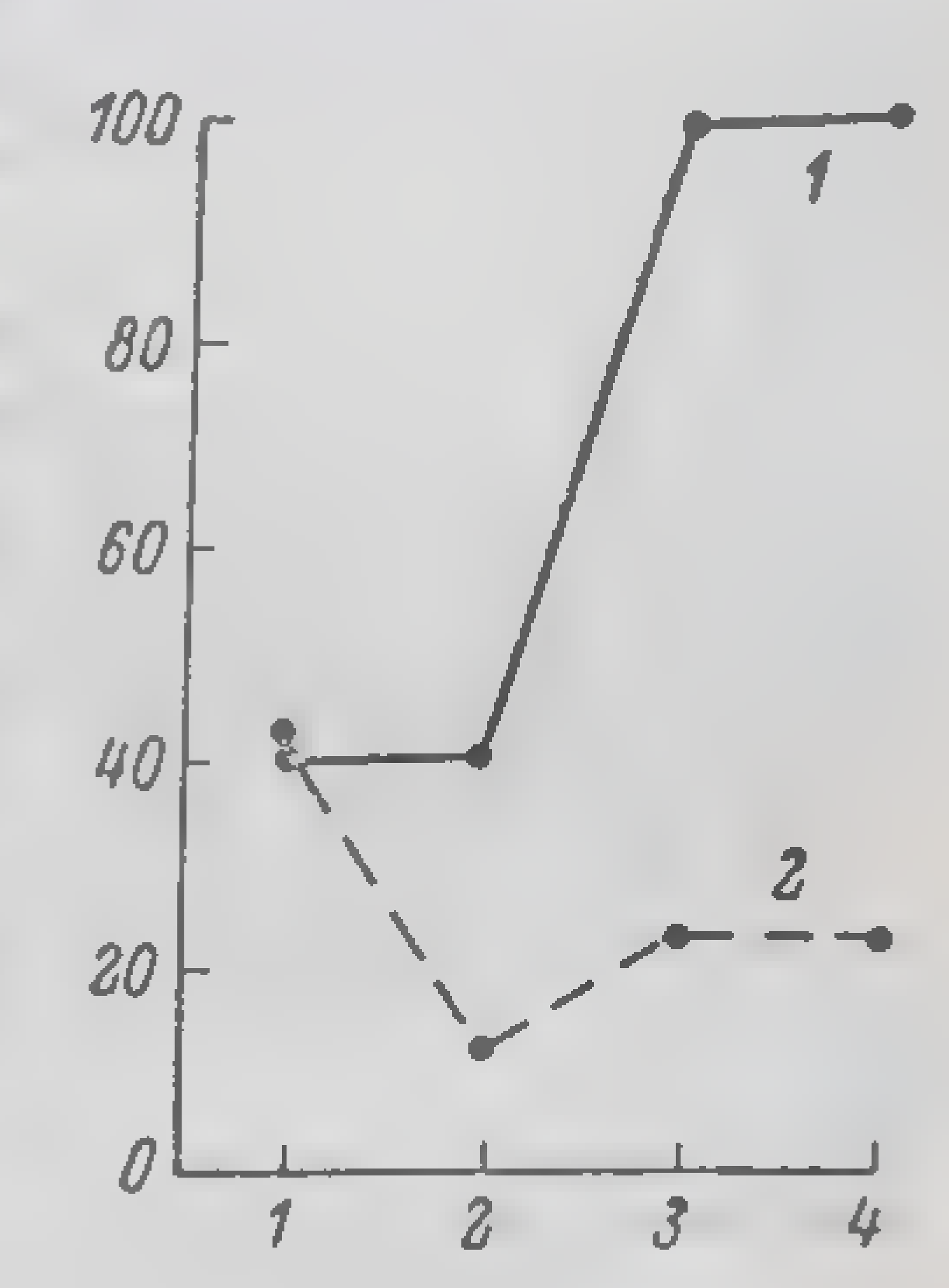


Рис. 17. Зависимость предпочтения импринтируемого объекта (красного ящика) от количества предъявлений у опытных и контрольных морских свинок (по: Якименко, 1971).

1 — опытные животные; 2 — контрольные. *По оси абсцисс* — число предъявленных ситуаций; *по оси ординат* — выбор среды, %.

на сохранение памяти (test of retention) и тест различения (test of discrimination). При использовании первого теста обязательна контрольная группа животных, так как во время теста на сохранение импринтинга опытным животным предъявляется тот же объект, что и при импринтировании. Их ответы сравниваются с ответами контрольных животных. Если экспериментальные животные приближаются к объекту и следуют за ним значительно лучше, чем контрольные, то считают, что запечатлевание произошло. Тексты на сохранение запечатлевания были широко использованы (Jaynes, 1957, 1958; Moltz, Rosenblum, 1958; Moltz et al., 1959; Salzen, Sluckin, 1959).

Тест различения также широко применяется в экспериментах с импринтингом. Обычно одну группу подопытных импринтируют на один объект, а другую — на второй. Затем каждый тестируется в присутствии обоих объектов для выбора любого из них. Импринтинг будет наблюдаться у тех животных, которые предпочтут объект, на который тренировались. Если всем животным экспонировать один объект, то выбор его при тестировании не будет прямым указанием на импринтинг, так как к этому предмету может быть врожденное предпочтение.

А. Г. Понугаевой и И. А. Якименко (1971) был применен тест различения. Но так как всем опытным животным предъяв-

лялся один объект, то одну группу сделали контрольной, которой ранее импринт-объект не предъявлялся. Незнакомый объект, используемый при тестировании вместе с импринт-объектом, был назван дифференцировочным (черный куб).

Импринтирование производилось на неподвижный объект (белый шар) два дня подряд в течение 10 мин.

В последующей работе А. Г. Попугаевой и И. А. Якименко (1971) была изучена реакция запечатлевания у морских свинок на неподвижный раздражитель (мигающий свет электрической лампочки). Животные через 5 дней после рождения изолировались от матери и рассаживались поодиночке в затемненные клетки. Импринтирование (т. е. раздражение-стимуляция) производилось в течение 10 мин. в специальном манеже на 8—9-й, 12-й, 13-й, 14-й и 15-й дни после рождения. На 29-й, 30-й и 31-й дни жизни в том же манеже производилось тестирование, т. е. изучалась реакция на ранее предъявленный раздражитель, а также на новый — дифференцировочный. Регистрировались количество передвижений животных по направлению к импринт-объекту и время контакта с ним. Из 11 импринтированных 8 животных чаще подходили к лампочке, дольше оставались возле нее. Кроме того, латентный период (время от высадки в манеж до первого подхода к лампочке) значительно уменьшался. В то же время наблюдалась очень слабая реакция на дифференцировочный раздражитель. Для того чтобы установить роль ориентировочного компонента реакции, в другой серии опытов объект предъявлялся животным многократно вплоть до 26-дня жизни с интервалами по 1—3 дня. Тестирование производилось на 30—32-й день жизни. Здесь обнаружилось интересное явление, заключающееся в том, что реакция на многократно предъявляемый дифференцировочный раздражитель не угасала, что постоянно имело место у взрослых морских свинок (служивших контролем). Следовательно, импринтирование может происходить не только на кратковременные раздражители, но и на длительные, т. е. на факторы среды, длительно воздействующие на организм. Возможность импринтирования на постоянно действующий (стационарный) раздражитель имеет, однако, огромное биологическое значение.

Первые описания импринтинга млекопитающих в естественных условиях принадлежат польскому психологу Грабовскому (Grabowski, 1940—1941). Затем в качестве экспериментального объекта появилась морская свинка, на которой Гесс (Hess, 1959) наблюдал реакцию следования.

Реакция следования у ягнят домашней (каракульской) овцы была подробно изучена в нашей лаборатории К. Рахимовым (1958а, 1958б, 1958в). Эту реакцию можно наблюдать сразу после рождения (до первого сосания матери), и она возникает как следование за любым удаляющимся предметом — человеком, катящимся шаром и т. д. (Слоним, 1961). В основе реакции следования лежит восприятие животным пространства, или, лучше

сказать, фиксирование расстояния между новорожденным ягненком и матерью (равно как и любым другим предметом). Удаление матери от фиксированного и не могущего следовать за матерью ягненка вызывает у него значительное повышение общего газообмена в результате возрастания мышечной активности, тогда как приближение матери к ягненку значительного эффекта на уровень потребления кислорода не оказывает (Слоним. 1965а). Следует заметить, что у дикого вида баранов — архара *Ovis poli* врожденной реакции следования не обнаружено; новорожденный не следует за матерью, а затаивается среди камней. Следование за человеком, кормящим детеныша, появилось у него только после нескольких кормлений в результате образования натурального условного рефлекса (Слоним, 1961).

Однако реакция следования за человеком у ягнят, вскармливаемых овцематками, хорошо выражена лишь в первые два дня после рождения. Уже на третий день она проявляется лишь у небольшого количества ягнят, а на 4—5-й день исчезает. Следовательно, образование натуральных условных рефлексов на кормление овцой совершенно устраняет врожденную недифференцированную реакцию следования (Арав, Плюснина, 1974).

Наиболее ярким примером импринтинга как трудноугасающей реакции является следование молодых млекопитающих за кормящим их человеком. Эта реакция была тщательно изучена Грабовским (Grabowski, 1940, 1941) на ягнятах, случайно оказавшихся без матери в расположении воинской части и выкормленных солдатами в течение нескольких дней; ягнята уже никак не могли быть возвращены матери, так как она их не принимала. Такие необратимые реакции хорошо известны животноводам, и эта необратимость причиняет большой урон при выращивании молодняка в условиях стада (ягнята-сироты). Такая прочная необратимая реакция формируется только в первые дни постнатального развития. Переделки образованных в дальнейшем стереотипов осуществляются довольно легко. Если ягненка или козленка отнять у матери при рождении на время от двух до четырех с половиной часов, то мать, возможно, отвергнет малыша по возвращении (Collias, 1956). «Следование по пятам» у теленка американского лося (*Alces alces shirasi*) описано Альтман (Altman, 1958); она утверждает, что это следование, по-видимому, подобно импринтингу, хотя у него отсутствует необратимость и четко ограниченный период чувствительности. Бартоломью (Bartholomew, 1959) наблюдал, что молодые морские котики *Callorhinus ursinus* на Аляске пытаются кормиться у любой самки, но самки отгоняют всех малышей, кроме своих собственных. Скотт (Scott, 1945) указывает, что ягненок-самка, в течение первых трех дней жизни вскормленная из рожка, при возвращении в отару отгонялась овцами, кормившими своих ягнят; во взрослом состоянии эта овца держалась в стороне от отары вплоть до первой течки и покинула отару сразу же по окончании течки. Работая с козами, Гершер

и др. (Hersher et al., 1958) отнимали козлят от матерей через 5—20 мин. после рождения на срок от 30 до 60 мин. Отношения между матерью и молодняком изучались в двух- и трехмесячном возрасте. Козы, чьи козлята отнимались после рождения, кормили всех козлят без разбора, тогда как контрольные самки кормили только своих козлят.

Приведенные выше факты используются в качестве примеров импринтинга матери на молодняк. Скотт (Scott, 1960) предполагает, что как формирование взаимоотношений между матерью и молодняком, так и импринтинг являются примером процесса формирования первичных социальных отношений. Эти первичные отношения развиваются во время «критического периода социализации».

Зальцен (Salzen, 1966), сопоставляя импринтинг у птиц и у приматов, показал, что у обеих групп есть целый ряд общих форм поведения. Дененберг (1967) считает, однако, что только то обстоятельство, что у различных видов животных наблюдаются сходные формы поведения (т. е. поведения с одним и тем же биологическим значением), еще ни в коей мере не может служить свидетельством того, что механизмы, вызывающие эти формы поведения, одни и те же.

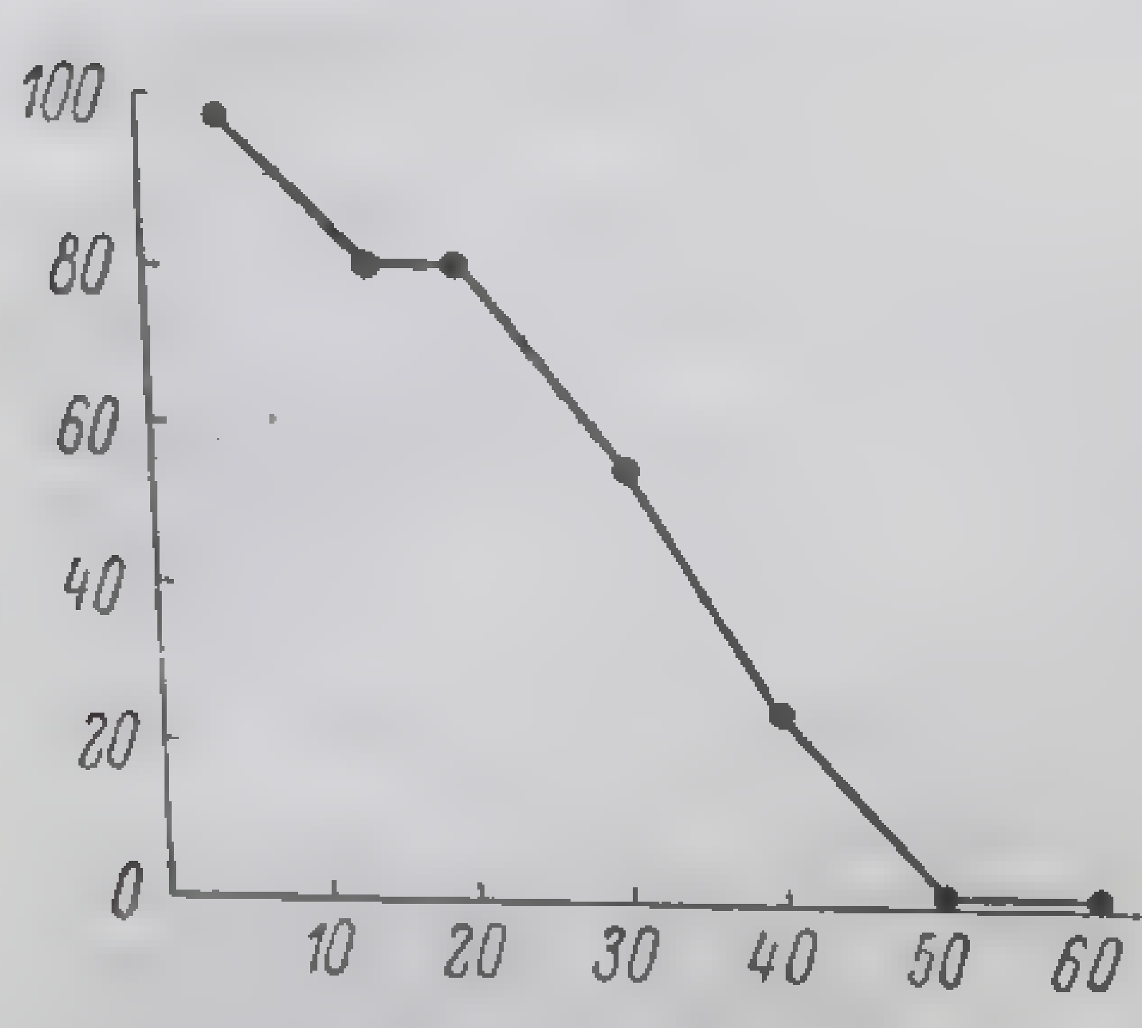


Рис. 18. Зависимость запечатлевания от возраста морских свинок (по: Плюснина, 1972).

По оси абсцисс — возраст, дни; *по оси ординат* — % запечатлевших объект морских свинок.

И. З. Плюсниной (1970, 1972) при исследовании запечатлевания у морских свинок в возрасте с 6-го по 60 день жизни было обнаружено, что чувствительный период запечатлевания у этих животных ограничивается 30—40 днями жизни. Об этом свидетельствует уменьшение способности к запечатлеванию в возрасте 30 дней и отсутствие запечатлевания в возрасте 50—60 дней (рис. 18). Наибольшее количество животных, запечатлевших объект, наблюдается в возрасте 6—7 дней.

Одновременно была предпринята попытка изучения ЭЭГ-изменений в коре и гиппокампе во время тестирования морских свинок, импринтированных в возрасте 6—7 дней. Животным последовательно предъявлялись импринтируемый и дифференцировочный объекты, при этом регистрировались дельта-ритм затылочной области коры и тета-ритм гиппокампа. Во время предъявления обоих объектов наблюдалось падение электрической активности дельта-ритма в коре и увеличение электрической активности тета-ритма в гиппокампе, но предъявление импринт-объекта вызывало изменения более длительные, чем предъявление дифференцировоч-

ного объекта ($P<0.05$). У контрольных животных не наблюдалось статистически достоверной разницы в длительности изменений регистрируемых ритмов при предъявлении обоих раздражителей ($P>0.1$).

ИМПРИНТИНГ И РЕГУЛЯЦИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ФУНКЦИЙ ОРГАНИЗМА

Проявления импринтинга как самой ранней памяти, возникающей на основе ассоциативного условного рефлекса, могут включать по существу все элементы внешнего и внутреннего мира животного. Импринтинг был образован не только на зрительные, слуховые, обонятельные, но и на термические (Zolman, 1968) и тактильные раздражители (Moltz et al., 1959).

Отсюда возникает вопрос, в какой мере могут быть «заимпринтированы» не только поведенческие акты, но и отдельные вегетативные функции организма. В литературе нам известна лишь одна работа Клопфера (Klopfer, 1968), выполненная на цыплятах с регистрацией электрокардиограммы, не обнаружившая никаких изменений при показе импринтированного объекта. В нашей лаборатории А. Г. Понугаевой и Е. И. Швецовой (1971), Р. Тухтабаевым (1971) были выполнены исследования по импринтированию коротких холодовых раздражений новорожденным морским свинкам и отчасти молодняку крыс.

Первым этапом этих исследований был выбор параметров раздражителя (холодового воздействия) и установление сроков импринтирования и тестирования. Для решения поставленной задачи импринтирующий агент должен был обладать следующими особенностями: 1) вызывать физиологическую реакцию на охлаждение (обмен веществ, электрическая активность мышц), но не нарушать температурного гомеостазиса и не вызывать никаких патологических нарушений; 2) быть по возможности коротким, с тем чтобы полученные факты могли быть сопоставлены с результатами исследований поведенческого импринтинга; 3) при работе на разных видах животных сроки импринтирования должны были соответствовать одинаковому состоянию формирования терморегуляторного аппарата.

Кроме того, были сделаны попытки использовать приемы воздействия холода, соответствующие созданию моделей длительной (long-term) и кратковременной (short-term) адаптации к холоду (Leblanc, 1967, 1969). В качестве критериев реакции терморегуляции были использованы потребление кислорода, электрическая активность скелетной мускулатуры (мышц шеи), вес тела и вес межлопаточной бурой жировой ткани, дыхание гомогенатов органов (по Варбургу). Исследовались новорожденные морские свинки и крысы. Морские свинки, помещенные в первый день жизни на 120 мин. в камеру при температуре 0—1°, сохраняют постоянную температуру тела. Это обеспечивается постоянным

высоким потреблением кислорода на протяжении всех 120 мин. Электрическая активность мышц шеи не остается постоянной. Она поддерживается на высоком уровне первые 70—80 мин. опыта, а затем несколько снижается.

Совершенно иная картина наблюдается у морских свинок в первый день после рождения при дробном охлаждении в тех же условиях. Животные в этом случае помещаются в камеру на 15 мин. при 0—1°, а затем на 15 мин. при 20—22°. Ректальная температура и в этом случае остается постоянной в течение всех 120 мин. Однако электрическая активность мышц шеи резко снижается при первых двух сменах температуры (на 15-й и 45-й минуте опыта) и сравнительно мало изменяется при продолжении опыта (начиная с 75-й минуты). Наступает явление, которое напоминает привыкание (habituation), когда периодически воздействующий раздражитель перестает вызывать адекватный физиологический ответ. Эти два режима холодового воздействия (вызывающий и невызывающий явления привыкания) и были использованы для изучения такой формы памяти. С этой целью на 3-й, 5-й, 10-й и 15-й дни после рождения изучалась электромиограмма шейной мышцы при температуре 0—1° и 20—22° в течение 30 мин. При таком тестировании оказалось, что при температуре 0—1° никаких различий между опытной и контрольной группой свинок не обнаруживалось. При температуре +20—22° на 5-й день наблюдались некоторые различия, которые увеличивались к 10-му дню и затем уменьшались, но не исчезали к 15-му дню. Таким образом, непродолжительное двухчасовое охлаждение оставляет след, выражающийся в изменении терморегуляционного тонуса. Важно отметить, что этот увеличенный терморегуляционный тонус является стойким. Экспозиция животных при температуре около 29° снижает тонус, но все же он оказывается повышенным по сравнению с таковым у контрольных животных. По данным ряда исследователей (Brück, Wünnenberg, 1966, и др.), существует определенная зависимость между уровнем электрической активности скелетных мышц и теплообразованием в бурой жировой ткани. Особенно ярко эти взаимоотношения выражены у новорожденных морских свинок (рис. 19).

В наших исследованиях было обращено внимание на соотношение веса тела и веса межлопаточной бурой жировой ткани, являющейся важным источником так называемого несократительного термогенеза. Кратковременная экспозиция к холоду вызывает некоторое уменьшение общего веса тела на 5-й день с некоторым возрастанием веса бурой жировой ткани. Тканевое дыхание (по Варбургу) во внутренних органах и в самой бурой жировой ткани не изменяется. Таким образом, в ответ на холодовое раздражение стойко изменяется теплообразование как за счет сократительной части (в мускулатуре), так и за счет несократительной (бурой жировой ткани). Более детальному исследованию этот вопрос был подвергнут в опытах на крысятах. Предварительно в специальной

серии опытов было установлено, что изменение веса тела и общего газообмена больше всего выражено, если кратковременное холодовое воздействие производится на 5—6-й день жизни. В этом случае следы предшествующего раздражения можно наблюдать еще на 30-й и даже 45-й день жизни при температурах среды 5—7°. Снижение веса тела сопровождается в этом случае некоторым снижением температуры тела и относительно более высоким потреблением кислорода (на г/час). Такой результат заставил

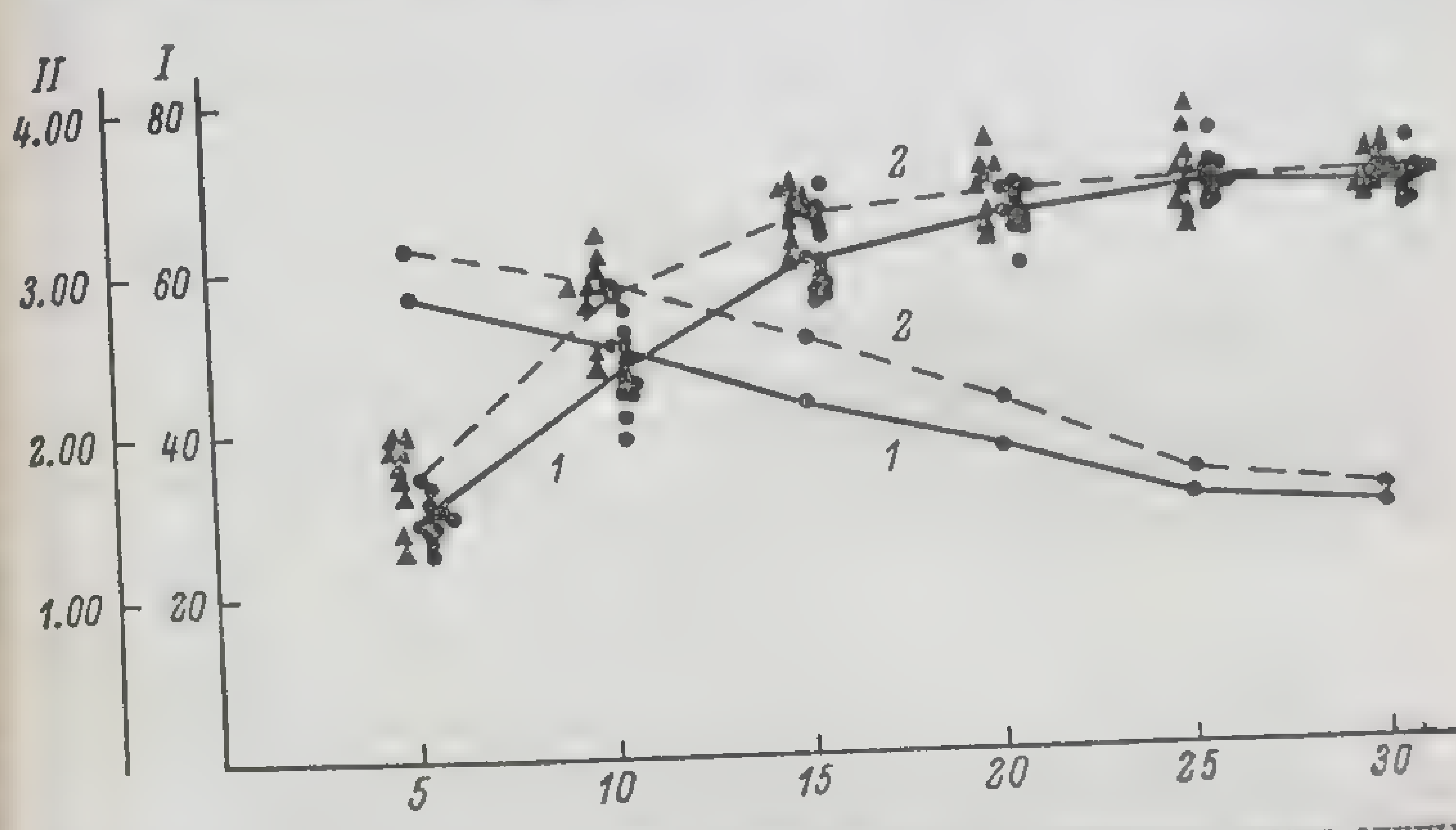


Рис. 19. Потребление кислорода и электрическая активность мышц спины у новорожденных морских свинок после двукратного охлаждения (по: Тухтабаев, 1972).

I — электрическая активность; *II* — потребление кислорода. *1* — подопытные животные; *2* — контрольные. *По оси абсцисс* — возраст животных, дни; *по оси ординат*: *на I* — электрическая активность, мкв/мин.; *на II* — потребление кислорода, мл/кг/мин.

изменить постановку опытов. Во-первых, время холодовой экспозиции (импринтирование) было сокращено до 8—9 мин. при температуре камеры 0—2°, а возраст был выбран 11 дней, когда появляется устойчивая терморегуляция и данные для крысят могут быть сопоставлены с данными для зрелорождающихся морских свинок.

Тестирование производилось на 16—17-й и 30—31-й дни жизни при температурах среды 20—22 и 30—31°. Оказалось, что потребление кислорода при 20—22° мало отличалось, а при 30—31° было заметно выше у импринтированных животных, особенно на 16—17-й день. К 30—31-му дню эти различия сглаживались, и рассчитанная на 30—31-й день интенсивность химической терморегуляции (% изменения потребления кислорода на 1°С изменений температуры среды) уже не отличалась у опытных и контрольных животных.

Обращало на себя внимание увеличение содержания (% к весу тела) межлопаточного бурого жира. Несмотря на это, закономерных изменений веса тела не наблюдалось. На 16—17-й и 30—31-й дни имело место статистически достоверное увеличение содержания бурого жира.

Таким образом, даже очень короткое, 8—9-минутное, воздействие холода оставляет значительный следовой эффект на терморегуляционном аппарате, увеличивая общую теплопродукцию и, по-видимому, долю несократительной ее части в последующий период развития (Швецова, 1971).

Хранение поступившей в центральную нервную систему специальной информации — следов охлаждения, однако, имеет весьма ограниченный срок. При условии, что само холодовое воздействие не вызывает заметных сдвигов температуры тела и не оказывает последующего влияния на общее развитие организма (что наблюдалось у морских свинок сразу после рождения, а у крысят на 11-й день жизни), хранение следов такого раздражения не превышает 7 дней у крыс и 10—15 дней у морских свинок. Несколько дольше сохраняются морфологические компоненты таких следов в виде возрастания содержания бурого жира.

Сейчас еще рано говорить о морфологических механизмах рассмотренных явлений. Однако само явление длительного фиксирования организмом на ранних этапах онтогенеза одиночного холодового раздражителя представляется несомненным. Об этом свидетельствует и однонаправленность наблюдаемых изменений у морских свинок и крысят, если холодовое воздействие не нарушает состояния гомойотермии. До настоящего времени неизвестны факты однократного кратковременного влияния гипоксии, высокой температуры и других экстремальных воздействий на организм в чувствительный период в раннем постнатальном онтогенезе. Однако этот путь исследования нам представляется весьма перспективным.

ТЕОРИИ ИМПРИНТИНГА

Теоретические представления об импринтинге, несмотря на огромное количество зарубежных исследований в этой области, мало разработаны и противоречивы. Не вызывает никакого сомнения положение о том, что импринтинг является своеобразной формой памяти — памяти долговременной, образной (Бериташвили, 1969), возникающей после одноразового воздействия раздражителя и без какого-либо подкрепления. Последнее заставляет думать, что импринтинг возникает по типу ассоциации, и вполне уместен вопрос, какие элементы физиологического состояния (внутренней среды) и внешнего мира составляют эту ассоциированную пару раздражителей, при одновременном сочетании которых образуется прочная временная связь. При этом следует учесть, что возможности импринтирования ограничиваются, с одной сто-

роны, активностью (подвижностью) животного, а с другой — наступающей реакцией страха. Наблюдение, показывающее, что импринтинг наиболее эффективно возникает в то время, когда птица не проявляет реакций страха, позволило Мольтцу (Moltz et al., 1959) высказать предположение, что процесс, лежащий в основе импринтинга, заключается в ассоциации привлекающего внимание объекта (движущегося раздражителя) с состоянием слабого беспокойства. Эта ассоциация осуществляется на основе принципов классических павловских условных рефлексов. Впоследствии при возникновении беспокойства любая реакция со стороны птицы, приводящая ее в сферу воздействующего объекта или к контакту с ним, будет сопровождаться ослаблением беспокойства, поскольку объект первоначально ассоциировался с состоянием слабого беспокойства. Таким образом, реакция следования способствует уменьшению беспокойства. В двух опытах Мольтц и сотр. (Moltz, Rosenblum, 1958; Moltz et al., 1959) получили данные, подтверждающие эту гипотезу: в опыте с пекинской уткой они обнаружили, что сила реакции следования прямо пропорциональна степени беспокойства, возбуждаемого обстановкой опыта (т. е. чем больше беспокойство, тем сильнее реакция следования).

Основная трудность позиции Мольтца заключается в том, что она не объясняет начальной реакции следования, впервые возникающей у птицы, когда беспокойства еще не существует. Для того, чтобы объяснить это, Мольтц (Moltz, 1963) изменил свою позицию. Он показал, что его рано развившиеся птицы первоначально следовали только за отступающим объектом, а не за приближающимся. Он утверждал, что существуют классы раздражителей, которые вызывают реакции приближения (так как они выключают парасимпатические автономные реакции) или избегания (вызванные стимуляцией симпатической нервной системы). Любой раздажитель, вызывающий парасимпатический ответ, увеличивает тенденцию молодой птицы подойти к нему.

Нам представляются эти предположения малоубедительными. Дело в том, что реакция следования является безусловным рефлексом и его проявление и сопровождается тем беспокойством, которое входит в ассоциацию. Если принять, что расстояние до «заметных» для животного предметов является фиксированным и обусловливает отсутствие беспокойства, то его изменение — движение — вызывает врожденный ответ — движение следования. Таким образом, своеобразное возбуждение (беспокойство) как физиологическое состояние имеет место в любом случае проявления следования. Отсутствие следования делает невозможным не только проявление импринтинга, но и его формирование. Эти положения подкрепляются следующими фактами.

Начало импринтированного поведения связано с быстрым развитием зрительного и слухового восприятия и локомоторной спо-

собности у рано развившихся птиц, одним из следствий чего является реакция птицы на окружающую среду (Bateson, 1966, 1969). Раздражители, которые заметны для человеческого глаза, на цыплят действуют как мощное подкрепление, и цыплята очень быстро «ознакамливаются» с такими стимулами (и следуют за ними). Окончание чувствительного периода (но не импринтинга) происходит тогда, когда птицы «приобретают знакомство»» с окружающей их средой и могут отличать свою среду от других раздражителей. Поэтому поведение избегания не вызывается эндогенным развитием страха, а, наоборот, может рассматриваться как ответ на заметный, но незнакомый предмет.

Это положение Бейтсона, однако, также нельзя принять безоговорочно. Реакция страха, избегания, проявляется на определенном этапе постнатального онтогенеза у многих видов организмов. Так, например, О. С. Розенталь (1930) в лаборатории И. П. Павлова описал эту реакцию, наступающую в возрасте 3 недель у щенков домашней собаки на звуковые раздражители. В нашей лаборатории сначала А. Г. Понугаевой и И. А. Якименко, а затем И. З. Плюсниной было показано, что вводимый в опыт дифференцировочный (незаимпринтированный) раздражитель увеличивает время пребывания около импринт-объекта, т. е. усиливает импринтинг. Таким образом, конец критического периода связан не только с образованием прочных связей с импринт-объектом, но и с новой фазой развития, с расширением круга восприятия животным окружающего мира, когда генерализованная оборонительная реакция (усиленный рефлекс биологической осторожности) является для животного совершенно необходимой. Ведь оборонительная реакция страха наступает в обстановке, «хорошо знакомой» вступающему в новый этап развития организму. Можно думать, что страх и его последующее преодоление на основании личного опыта животного и является новым запрограммированным этапом его развития, включающим как врожденные, так и облигатные для вида, приобретенные условнорефлекторные компоненты.

Это предположение было полностью подтверждено в недавних исследованиях, проведенных в нашей лаборатории И. А. Якименко, на новорожденных мальках рыб гуппи. Использовалась методика падающей капли. Мальки занимали различные зоны в открытой чашке Петри при падении капли с определенной высоты. Снятое на кинопленку расположение мальков и последующая обработка позволили установить, что в первый день жизни мальки на раздражение падающей каплей проявляют ориентировочную недифференцированную реакцию — устремляются к центру чашки. Эта реакция на 5-й день сменялась резко выраженной оборонительной реакцией, при которой мальки занимали периферическую часть чашки. На 12-й день снова появлялась положительная реакция, и мальки вновь устремлялись к центру. Эти факты показывают, что преобладание оборонительной реакции в определенный период

постнатального онтогенеза является врожденной запрограммированной реакцией, имеющий огромное биологическое значение и ограждающей молодняк от случайных неблагоприятных воздействий в период расселения (exodes). Практически эта фаза развития и ограничивает критический период импринтирования, т. е. формирования первичной памяти.

Импринтинг может быть лишь с большим трудом и ограничениями уложен в современной классификации явлений памяти. По существу запечатлевание — случай долговременной памяти, сохраняющейся иногда на протяжении всей жизни животного. Это особенно касается запечатлевания окружающей среды, «социального» запечатлевания особей своего или другого вида. По И. С. Беритову (1969), импринтинг является примером образной памяти, возникающей после одноразового раздражения без пищевого или оборонительного подкрепления. Эта образная память, возникающая как ассоциация, как бы замыкает цепь эмбрионального развития анализаторов животного и в какой-то мере приближается к явлениям натуральных условных рефлексов. Нет сомнения в том, что запечатлевание в процессе постэмбрионального развития дополняется этими рефлексами, связанными с подкреплением. Есть предположение, что в процессе формирования импринтинга участвуют два различных механизма. Так, в опытах, проведенных венгерскими исследователями (Csanyi et al., 1973), некоторые цыплята при слабом световом раздражителе приближались к источнику света после стимуляции в несколько минут, а другие после 30 мин. и более. В последнем случае авторы видят больше оснований для образования условного рефлекса. Имеются различия в формировании этих реакций у цыплят разных пород. Факт, что следование за движущимся предметом и импринтинг связаны с явлениями «беспокойства», заслуживает значительного внимания. С этой стороны становятся понятными данные Клопфера (Klopfer, 1968), показавшего, что у утят следование за хорошо импринтированным объектом не вызывает учащения пульса. Отсюда Клопфер сделал вывод, что частота пульса не может служить критерием для импринтинга. В последнее время в нашей лаборатории (Slonim a. Plyusnina, 1971; Арав, Плюснина, 1974; Плюснина, Слоним, 1973) было установлено, что в ответ на голос овцы-матери у ягненка уже на 7—11-й день, т. е. когда он уже хорошо отличает свою мать от других овец, наблюдалось значительное снижение частоты пульса (20±5.7 ударов в минуту). Следовательно, своеобразное успокоение сопровождает двигательную или голосовую реакцию животного на объект запечатлевания. Отсюда можно принять, что импринтинг является своеобразным натуральным условным рефлексом, где раздражителем являются свойства импринтируемого объекта, а подкреплением состояния беспокойства — своеобразная аппетенция, свойственная организму на самых ранних этапах формирования индивидуальных элементов поведения.

Сопоставление теорий импринтинга, предлагаемых Гессом и Лоренцем, с одной стороны, и Мольтцем и Бейтсоном, с другой, не позволяет нам поддержать ни одну из них.

Американские психологи (Moltz, 1963; Denenberg, 1968; Bateson, 1969, и др.) практически отрицают не только стадию развития безусловнорефлекторной деятельности (врожденного поведения), но и — как основание для развития всякого поведения — врожденную безусловнорефлекторную его основу. Стоя на позициях последовательного детерминизма, они готовы все явления объяснить обучением и влиянием среды. Эта эпигенетическая точка зрения не может быть нами поддержана (см. гл. II).

Этологи (Lorenz, 1937; Eibl-Eibesfeldt, 1958; Hess, 1959, и др.), наоборот, склонны все явления импринтинга приписать врожденным эндогенным свойствам развивающегося организма, генетически предопределенным. Это такая же крайняя и неприемлемая позиция, как и позиция американских психологов. Поэтому нам представляется павловская точка зрения на поведение как на сочетание врожденных и приобретенных качественно и количественно различных элементов применимой не только к анализу поведения взрослого организма, но и к явлениям импринтинга.

РАННИЙ ОПЫТ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ И РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

В настоящее время в литературе приводится ряд попыток создания схем периодизации процессов развития в онтогенезе. Подробное их рассмотрение выходит за пределы задач настоящей работы, однако такое схематическое подразделение отдельных этапов онтогенеза совершенно необходимо для понимания влияния факторов внешней среды на формирование сложных форм поведения. Основная задача такой периодизации заключается в установлении возраста, в котором воздействие (раздражение) может оказать влияние на последующее формирование физиологических функций организма.

Впервые систематическое изложение вопроса в иностранной литературе сделано Скоттом и Марстоном (Scott, Marston, 1950). В отечественной литературе эти вопросы рассматривались в связи с так называемым «холодным» выращиванием молодняка крупного рогатого скота (Пшеничный, 1955; Рогаль, 1955) и эколого-физиологическими проблемами (Слоним, 1961). Многочисленные факты позволяют сделать общий вывод о том, что воздействие в определенные ранние периоды развития имеет значительно более заметный и длительный эффект, чем то же воздействие в более позднее время. Наблюдения за развитием собаки (Scott, Marston, 1950; Scott, 1958) и мыши (Williams, Scott, 1953) позволили выделить четыре основных периода развития: 1) неонатальный, характеризуемый в основном ростом и развитием

особенностей поведения, уже имевшихся при рождении; 2) переходный, являющийся периодом быстрого изменения и развития новых особенностей поведения; 3) период социализации, который отличается возникновением социальных взаимоотношений между матерью и молодняком или молодняком и молодняком; 4) юношеский, начинающийся с отнятия от груди и продолжающийся до половой зрелости.

Несомненной заслугой Скотта является четко сформулированное представление о критических периодах, в течение которых воздействие на развивающийся организм является наиболее эффективным.

Для установления критических периодов применяется методика, по которой различные группы животных подвергаются одному и тому же физическому воздействию в различные ранние периоды жизни, а позднее оценивается их поведение. При помощи этой методики было четко установлено, что возраст, в котором животное стимулируется, имеет «критическое» значение. Работа с собакой показала различия в обучаемости собаки — поводыря для слепых (Pfaffenberger, Scott, 1959), способности взаимодействовать с человеком (human handler) (Freedman et al., 1961) и в развитии особенностей поведения (Scott, Marston, 1950; Scott et al., 1951). В отношении мыши было установлено, что стимуляция в различном возрасте влияет на выработку классических условных рефлексов (Denenberg, 1958, 1960), на обучение избеганию (Denenberg, Bell, 1960), на вес тела и выживаемость (Denenberg, Karas, 1959), на агрессивное и половое поведение (King, 1957) и на развитие особенностей поведения (Williams, Scott, 1953). У крысы стимуляция в различном возрасте влияет на обучение избеганию (Levine, 1956; Denenberg, Karas, 1960), на вес тела и выживаемость (Levine, Otis, 1958; Denenberg, Karas, 1959, 1961), на запасание корма (Hunt, 1941; Seitz, 1954), на борьбу за пищу (Wolf, 1943), на истощение аскорбиновой кислоты (Levine, Lewis, 1959) и на концентрацию сахара в крови (Bell et al., 1961).

К этой же группе исследований следует отнести работы о влияниях в раннем возрасте на физиологическое состояние взрослого животного следующих факторов: высокой температуры, недостатка воды и питания на рост и газообмен у общественной полевки (Каганцева, 1954), охлаждения на вес тела и скорость роста у кроликов (Пегельман, 1966), холодного выращивания молодняка крупного рогатого скота (Пшеничный, 1955; Рогаль, 1955), содержания на холоде и мышечной деятельности на формирование терморегуляции у козлят, морских свинок и ягнят (Калашников, 1958; Макарова и др., 1959).

Сравнительно небольшое количество исследований касается воздействий на организм в пренатальный период развития. В работе Томпсона (Thompson, 1957) было показано, что если у крыс сочетать до беременности звук зуммера с электрическим ударом,

то для поддержания у них длительного беспокойства достаточно во время беременности применять только звук зуммера. Потомство этих крыс было испытано на «эмоциональность» и «робость» в возрасте между 30 и 40 днями и затем вновь между 130 и 140 днями. Оказалось, что и в том и в другом возрасте крысята от матерей, у которых во время беременности вызывалось беспокойство, были значительно более эмоциональными и робкими, чем от контрольных матерей.

Повторение данных Томпсона получили другие исследователи (Doyle, Yule, 1959; Ader, Belfer, 1962; Morra, 1965).

Значительным шагом вперед является анализ пренатальных эффектов, проведенный Иоффе (Joffe, 1965), который смог отделить влияние условнорефлекторного стресса перед спариванием от стресса, вызванного во время беременности. Результаты исследований Иоффе показывают, что изменения поведения в опыте «открытого поля» (open field test) у потомства являются следствием стресса самки, вызванного до спаривания. Иоффе также установил, что при этом генотип животного взаимодействует с экспериментальными воздействиями. Много ранее Зонтаг (Sontag, 1941) на основе клинических наблюдений установил, что эмоциональная жизнь женщины во время беременности может оказать влияние на плод.

Следовательно, стресс, вызванный у самки непосредственно перед беременностью, влияет на последующее поведение потомства. Некоторые другие эксперименты показали также, что влияния на самок до беременности могут сказаться на их детях и даже на следующем поколении. Дененберг и Уимби (Denenberg, Whimbey, 1963) определили вес тела и «опенфилд» (см. ниже) характеристики крыс, матери которых в детстве подвергались или не подвергались процедуре «хендлинг» (см. ниже), и установили, что опыт матерей в значительной степени влиял на поведение и вес потомства. В последующих исследованиях Дененберг и Розенберг (Denenberg, Rosenberg, 1967) смогли показать влияние на «внуков» такого опыта, полученного в ранний период жизни самками крыс. Гинзбург и Ховда (Ginsburg, Hovda, 1947) трансплантировали оплодотворенные яйца от одной линии мышей в другую и изучали аудиогенные припадки потомства. Хотя процент припадков у животных не изменился, количество смертей через несколько поколений уменьшилось.

Левин (Levine, 1967) также показал, что на адренокортикальный ответ крыс-отъемышей оказывает влияние опыт хендлинга, имевший место в детстве матерей.

В. В. Хаскин (1963) подвергал периодическому охлаждению инкубируемые куриные эмбрионы и установил у таких цыплят в постэмбриональном периоде более быстрое становление гомойотермии и более быстрый рост.

ПРОЦЕДУРА «ХЕНДЛИНГ» (HANDLING)

Этот прием исследования состоит в том, что детенышей (обычно мышей или крыс) убирают поодиночке из клетки от матери на 3 мин., после чего возвращают назад матери, которая остается в жилой клетке. Эту процедуру повторяют ежедневно, в разные периоды развития животного (Levine, 1956). Затем животных в зрелом состоянии исследуют, применяя ряд психологических и физиологических приемов. Таким образом устанавливается определенный критический период, т. е. тот оптимальный временной диапазон в постнатальном онтогенезе, когда описанные выше воздействия оказывают наибольшее влияние на взрослый организм.

Как показывают многочисленные исследования, процедура хендлинг оказывает значительное влияние на обучение во взрослом состоянии. Так, обучение избеганию лучше удается у крыс, подвергшихся хендлингу (Levine et al., 1956). Этот эффект можно было наблюдать у крыс, подвергшихся хендлингу в течение первых трех недель жизни, но он отсутствовал у животных после воздействия в возрасте 50—70 дней.

Дененберг и Карас (Denenberg, Karas, 1960) изучили зависимость между количеством дней стимуляции в детстве и обучением избеганию во взрослом состоянии. Три группы крысят подвергались хендлингу: в течение первых 10 дней жизни, в течение вторых 10 дней и первых 20 дней; четвертая группа оставалась интактной (контрольной). Группы после хендлинга в первые 10 дней жизни лучше обучались, чем подвергнутые ему же во вторые 10 дней или контрольные (рис. 20). Однако эффект воздействия в первые 20 дней жизни, наблюдавшийся в работе Левина, отсутствовал. Дененберг и Карас предложили гипотезу о том, что расхождение между этими данными может быть связано с различиями линий. Эта гипотеза утверждает наличие значительного взаимодействия между стимуляцией в детском возрасте и генотипом. О таком взаимодействии сообщают также Кинг и Элефтерью (King, Eleftheriou, 1959) для оленьей мыши (*Peromyscus maniculatus*). Примеры взаимодействия между стимуляцией в детском возрасте и генотипом были обнаружены и в других работах (Levine, Broadhurst, 1963; Levine, Wetzel, 1963; Lindzey et al., 1963). Процедура хендлинга оказывает значительное влияние на сложную форму поведения, которую психологи часто характеризуют как эмоциональность. Такие внешние проявления поведения, как замирание, дефекация, возникают в ответ на раздражение животных (мышей и крыс) электрическим током. В последнее время одним из широко применяемых методов исследования этой эмоциональности является метод «открытого поля» (open field test): животное помещают в ярко освещенное замкнутое пространство около 1.2 м^2, разделенное на меньшие квадраты. За животным ведется непрерывное наблюдение: регистрируется

время, необходимое ему для того, чтобы сдвинуться с первого квадрата, общее количество пройденных квадратов, мочеиспускание, дефекация. «Неэмоциональным» считается такое животное, у которого латентный период перед сходом с первого квадрата невелик, которое пересекает ряд квадратов, не мочится и не имеет дефекации.

Крысы, подвергнутые хендлингу в течение первых 20 дней жизни, оказывались менее эмоциональными при отнятии от матери и во взрослом состоянии, чем контрольные, интактные; самки мышей после хендлинга в детстве были менее робкими, чем контрольные, не подвергавшиеся хендлингу.

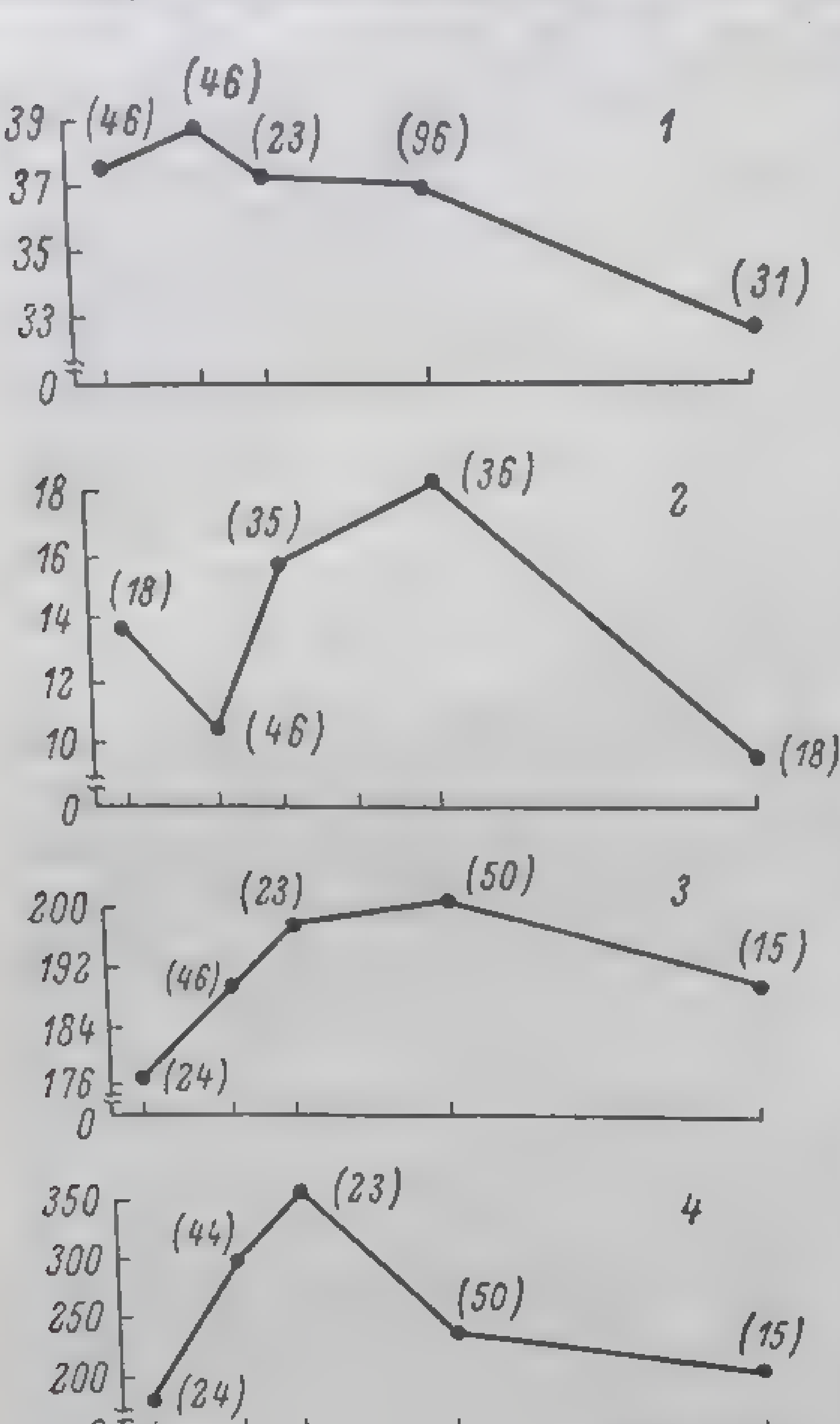


Рис. 20. Влияние числа дней «хендлинга» на: вес тела, на обучение избегания и на время выживания (по: Denenberg, 1962).

По оси абсцисс — число дней хендлинга; *по оси ординат: на 1* — вес тела на 21-й день жизни, г; *на 3* — то же на 69-й день жизни, г; *на 2* — количество ответов; *на 4* — длительность выживания, часы. *Цифры в скобках* — число животных.

Тот факт, что умеренная стимуляция в детстве приводит к лучшему обучению во взрослом состоянии, дал основания Дененбергу (Denenberg, 1959; Denenberg, Karas, 1960) предположить, что эмоциональность уменьшается по мере возрастания интенсивности стимуляции и что существует некоторая величина «эмоциональности», которая является оптимальной для обучения. Крысы, как подвергнутые в детстве хендлингу, так и интактные, контрольные, в одинаковой степени давали плохие результаты при обучении избеганию под действием электрического тока. Но наблюдения за поведением этих животных во время опытов по обучению показали, что обе эти группы давали плохие результаты *по совершенно разным причинам.* Контрольные животные, получив шок, пришли в сильное возбуждение и начали диким образом носиться по прибору. С другой стороны, крысы, подвергавшиеся хендлингу в течение 20 дней, реагировали на удар более «небрежно», и некоторые даже оставались сидеть на решетке с током несколько секунд, прежде чем не спеша отправиться в «спасательный» ящик.

Таким образом, оказалось, что одна группа была слишком испугана ударом, чтобы эффективно овладеть нужным навыком, а для другой удар был недостаточно сильным стимулом, чтобы чему-то обучиться.

В некоторых экспериментах проверялась гипотеза о том, что эмоциональность возрастает с увеличением интенсивности стимуляции в детском возрасте. Денненберг и сотр. (Denenberg et al., 1962a, 1962b) установили, что у крыс после 20-дневного хендлинга в детстве дефекация была наименьшей, за ними шли животные с 10-дневным хендлингом, а у крыс, не подвергавшихся хендлингу вообще, дефекация была наибольшей. Денненберг и Смит (Denenberg, Smith, 1963) сообщают, что у подвергнутых в детстве электрошоку крыс был наименьший процент дефекации, затем шли крысы, испытавшие в детстве хендлинг, и наибольший процент дефекации имели интактные контрольные животные. Используя величину адренокортикостерона в крови как физиологический показатель степени эмоционального расстройства, Денненберг и Хальтмейер (Denenberg, Haltmeyer, 1967) показали наличие зависимости между длительностью хендлинга и уровнем этого стероида. Они брали интактные группы и группы с 5-, 10- или 20-дневным хендлингом в детском возрасте. Была установлена обратная линейная зависимость: в интактной группе наблюдалось наибольшее количество стероида, а в группе с 20-дневным хендлингом — наименьшее.

Хендлинг оказывает также заметное влияние на исследовательское поведение организма. Крысы после хендлинга в детском возрасте во взрослом состоянии обнаруживали более длительную ориентировочную реакцию, чем контрольные (Denenberg, Grota, 1964). У них также усиливается поведение поиска стимула в ответ на усложнение окружающей среды, между тем у интактных животных в этом случае поиск ослабевал (De Nelsky, Denenberg, 1967a, 1967b).

Влияние хендлинга на агрессивное поведение мышей изучалось Левиным (Levine, 1959). Подвергавшиеся хендлингу мыши быстрее вступали в борьбу, чем контрольные.

Процедура хендлинга оказывает значительное влияние и на некоторые физиологические функции, что, однако, изучено крайне слабо. Так, крысы, подвергавшиеся хендлингу в детском возрасте, при отнятии от матери и в 70-дневном возрасте весили больше, чем контрольные. Кроме того, после вливания глюкозы и лишения пищи и питья надпочечники у них были меньше (Levine, 1957). Детеныши крыс ежедневно подвергались хендлингу до 10-, 12- или 14-дневного возраста, после чего их умерщвляли и анализировали их мозг на содержание холестерина (Levine, Alpert, 1959). У этих животных в мозгу было больше холестерина, чем у контрольных в 12-дневном возрасте. У крыс до 12, 14 или 16 дней от роду после ежедневного хендлинга было обнаружено значительное уменьшение аскорбиновой кислоты в надпочечни-

ках, в то время как у контрольных этого не наблюдалось до 16-дневного возраста (Levine et al., 1958). Уровень истощения аскорбиновой кислоты у подопытных животных примерно равнялся таковому у взрослых.

Возможный механизм влияний стимуляции в детском возрасте на последующее поведение и физиологию был выявлен в исследованиях влияния половых гормонов на формирование функций мозга (Levine, Mullins, 1966). Введение мужского полового гормона, андрогена, в женский организм в соответствующий период в раннем возрасте приводит к тому, что во взрослом состоя-

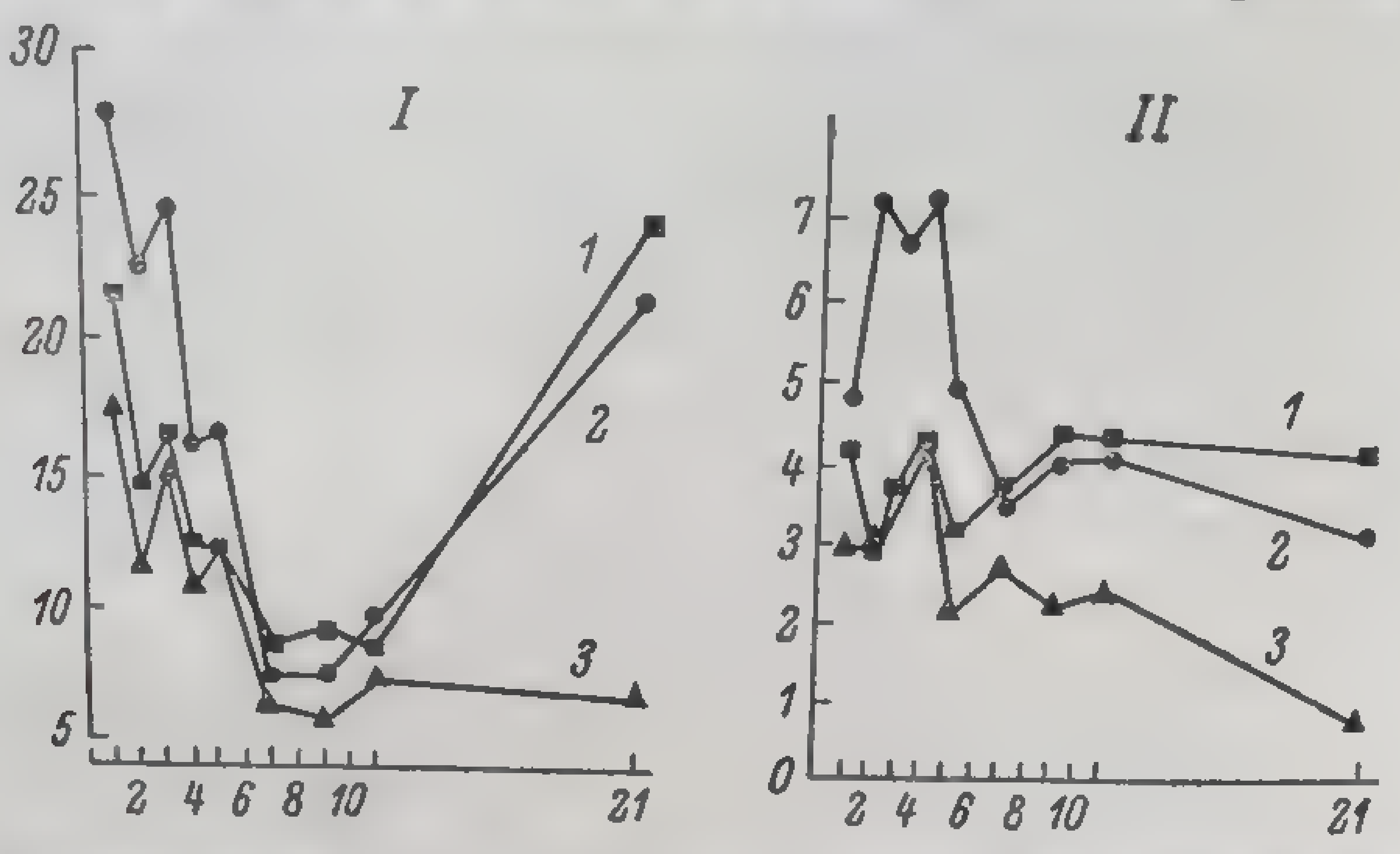


Рис. 21. Концентрация кортикостероидов в плазме (*I*) и надпочечниках (*II*) у крысы (возраст 1—21 день) после воздействия тепла или электрошока (по: Haltmeyer et al., 1966).

1 — электрораздражение, 2 — тепло, 3 — контроль. *По оси абсцисс* — возраст, дни; *по оси ординат: на I* — в плазме, мг%; *на II* — в надпочечниках, мг/100 мг ткани.

нии самка будет иметь мужские поведенческие и физиологические характеристики, а не женские. Для этого воздействия существует критический период. У крысы этим критическим периодом являются примерно первые пять дней после рождения. У морской свинки и обезьяны, являющихся зрелорождающимися, этот период имеет место до рождения. Таким образом, функцией половых стероидов в раннем возрасте является организация поведения в связи с мужским или женским полом, а во взрослом состоянии стероиды играют роль активаторов.

Благодаря наличию данных о том, что половые стероиды действительно оказывают решающее влияние на организацию мозга в самые ранние периоды жизни, некоторые исследователи стали искать другие стероиды, могущие иметь аналогичные последствия ранних воздействий. Наиболее интенсивно исследовался кортикостерон из надпочечниковой железы. У крыс, подвергавшихся хендлингу в детстве, через 15 сек. после электрошока наблюдалось увеличение кортикостерона, а у контрольных животных такое увеличение имело место только 5 мин. спустя.

Это было подтверждено Хальтмейером и сотр. (Haltmeyer et al., 1967) (рис. 21). Однако когда подвергавшиеся хендлингу крысы во взрослом состоянии испытывались в новой для них окружающей среде (в противоположность неблагоприятному воздействию электрошока), их стероидная реакция была значительно слабее, чем у контрольных (Levine et al., 1967) (рис. 22).

В ряде исследований было установлено, что у новорожденных выделение кортикостерона может вызываться многими стрессорами, как-то: электрошоком, теплом, гистамином и эфиром (Le-

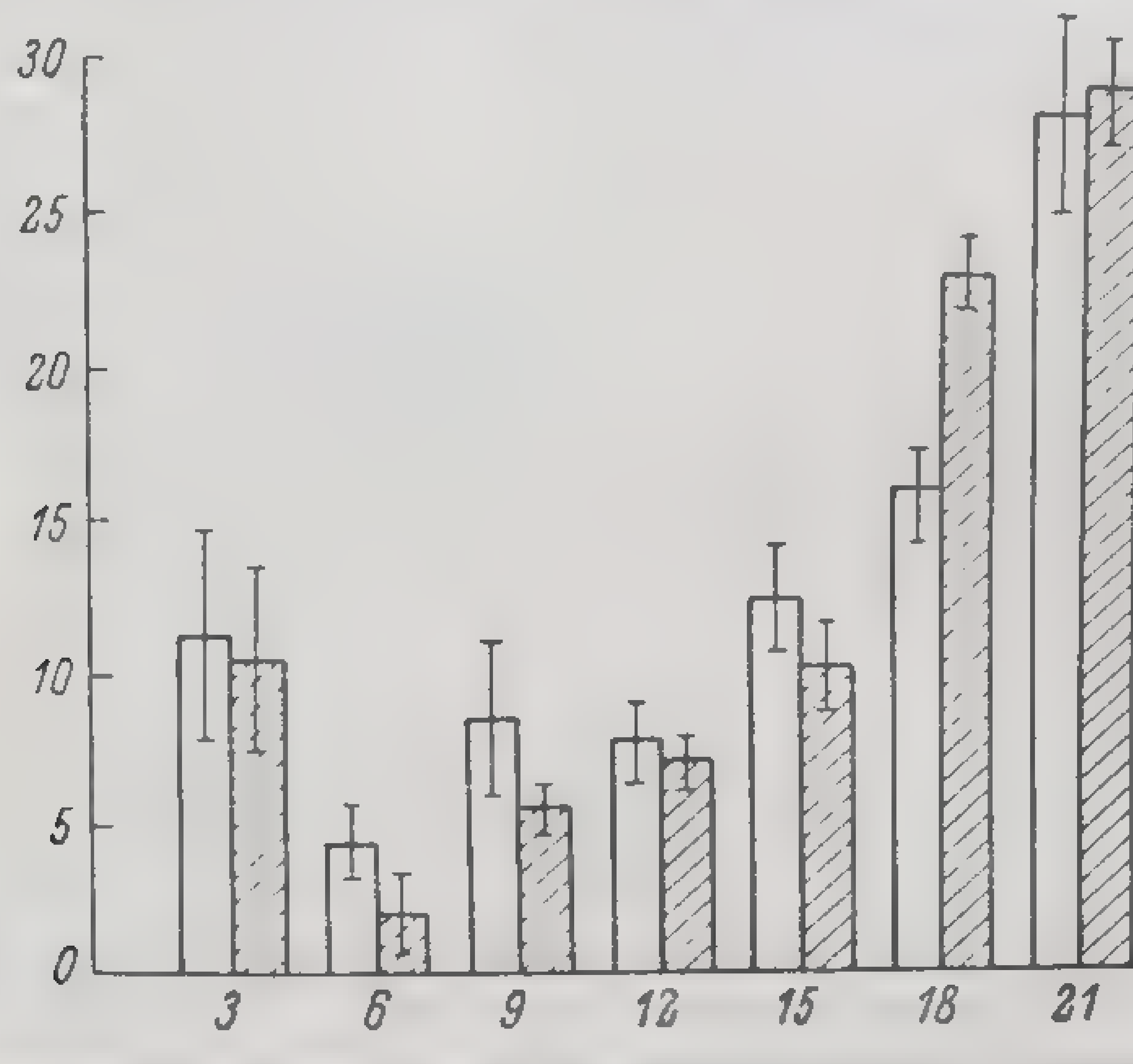


Рис. 22. Изменение концентрации кортикостероидов в плазме крыс разного возраста после введения АКТГ (10 миллиединиц на 100 г), ранее подвергнутых хендлингу, и контрольных (по: Levine, 1967).

Белые столбики — подопытные животные; *заштрихованные* — контрольные. *Цифры под столбиками* — возраст животных, дни; *по оси ординат* — изменения кортикостероидов, мг/100 мл.

vine, 1965; Haltmeyer et al., 1966; Levine, Mullins, 1966; Zarrow et. al., 1966; Levine et al., 1967). Сама же процедура хендлинга, являющаяся значительно менее стрессорной формой раздражения, вызывает выделение значительного количества кортикостерона у двухдневной крысы (Denenberg et al., 1967). Поскольку кортикостерон уже находится в токе крови, часть его локализуется в мозгу и, по всей вероятности, в гипоталамусе. Царроу и сотр. (Zarrow et al., 1968) ввели радиоактивный кортикостерон двухдневным крысам и через разные промежутки времени после инъекции обследовали гипоталамус и остальной мозг. В мозгу было обнаружено значительное количество кортикостерона, а через 10 и через 30 мин. после инъекции в гипоталамусе было больше кортикостерона, чем в остальном мозгу (рис. 23).

Крысы, подвергавшиеся хендлингу с момента рождения до отнятия их от матери (21 день), после лишения пищи и воды в течение 120 час. умирали в меньшем количестве, чем интакт-

ные контрольные (Levine, Otis, 1958). Дененберг и Карас (Denenberg, Karas, 1959) обнаружили, что такие крысы при полном лишении пищи и воды жили дольше, чем контрольные. Они также установили, что хендлинг в течение первых или вторых 10 дней жизни обусловил еще более длительное выживание. Такие же эксперименты с мышами показали, что 20 дней хендлинга привели к более быстрой смертности, чем у контрольных, а 10-дневный хендлинг оказал очень незначительный эффект. Данные о мышах были подтверждены Левиным и Коген (Levine, Cohen, 1959), подвергавшими хендлингу мышей в течение первых 24 дней

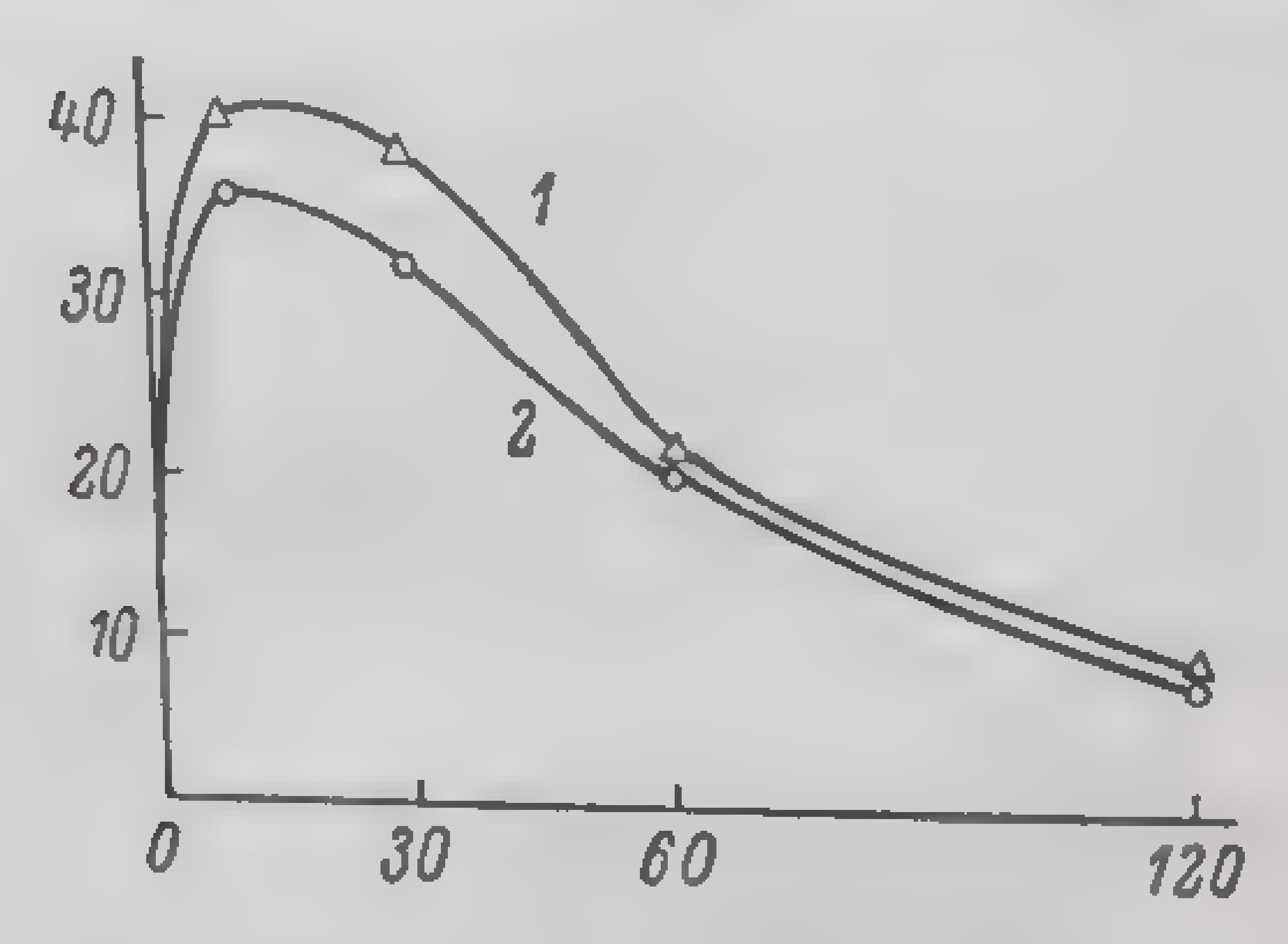


Рис. 23. Радиоактивность гипоталамуса (*1*) и мозга без гипоталамуса (*2*) в зависимости от времени, прошедшего после внутрибрюшинного введения 0.4 ^{14}C-4 кортикостерона двухдневной крысе (по Zarrow et al., 1968).

По оси абсцисс — время, мин.; *по оси ординат* — цикл/мин./мг ткани.

жизни, а затем впрыснувшими вирус лейкемии им и контрольным животным в возрасте около 50 дней. Подопытные животные погибли раньше, чем контрольные.

Одно и то же физическое раздражение оказывает на мышей более сильное действие, чем на крыс, так как мыши после хендлинга в течение 20 или более дней погибали быстрее, чем контрольные, между тем как у крыс все было наоборот. Одно из основных различий между этими двумя видами заключается в том, что организм мыши развивается быстрее; это позволяет предположить, что чем быстрее происходит развитие организма, тем сильнее влияние раннего опыта (Denenberg, Karas, 1959). Сложная по своему воздействию на организм развивающегося животного процедура хендлинга содержит как компонент элементы стресса, связанные с отнятием на время от кормящей самки. Это отнятие, оказывающее несомненное стрессирующее влияние как на детеныша, так и на мать, изучено в ряде исследований на копытных — зрелорождающихся животных, на которых классические приемы исследования хендлинга, разумеется, невыполнимы.

Хершер и сотр. (Herscher et al., 1958) отделяли коз от козлят через 5—10 мин. после рождения на полчаса-час; контрольная группа пребывала в обычных условиях. Испытания в 2- и 3-месячном возрасте показали, что контрольные матери кормили только своих детенышей, в то время как подопытные — всех без разбора; некоторые из контрольных коз отталкивали всех козлят, включая и своих собственных. Авторы сделали вывод, что отделение некоторых коз от детенышей повлияло на общественную структуру отары в целом. Мур (Moore, 1968) приводит краткий

обзор влияний модификации материнского поведения у овец и коз. Выявлено, что эксперименты по: а) прерыванию материнского ухода за молодняком, б) выращиванию детенышей другой матерью и в) полному исключению материнского ухода путем кормления детенышей из рожка — показали, что все они приводят к задержке развития животных. Условные рефлексы у них как и у нормальных животных.

Исследования на овцах и козах позволили установить, что у этих животных может быть вызван экспериментальный невроз при сочетании электрического раздражения с сигнальным воздействием звука или света (10-минутный условный раздражитель — обычно свет или метроном, — вслед за которым наступает электрический удар по одной ноге, — Liddell, 1954). Характерная невротическая реакция включала резкое двигательное возбуждение при сигнале и ударе, резкие толчки ногой, получившей удар, мочеиспускание, дефекацию, крики, усиленное дыхание и многократные движения головой и ушами. Это наблюдалось у трехнедельных детенышей при испытании в изоляции. Однако при испытаниях в присутствии матери невротической реакции не возникало. Такой опыт оказывал и длительное воздействие на животных. Так, 8 коз, подвергнутых невротизации в детстве, были вновь испытаны в двухлетнем возрасте. Четыре из них были защищены присутствием матери в детстве, остальные четыре — не были. Первые не проявили никаких признаков невроза в двухлетнем возрасте, тогда как у вторых возникли все обычные для него признаки (Liddell, 1954).

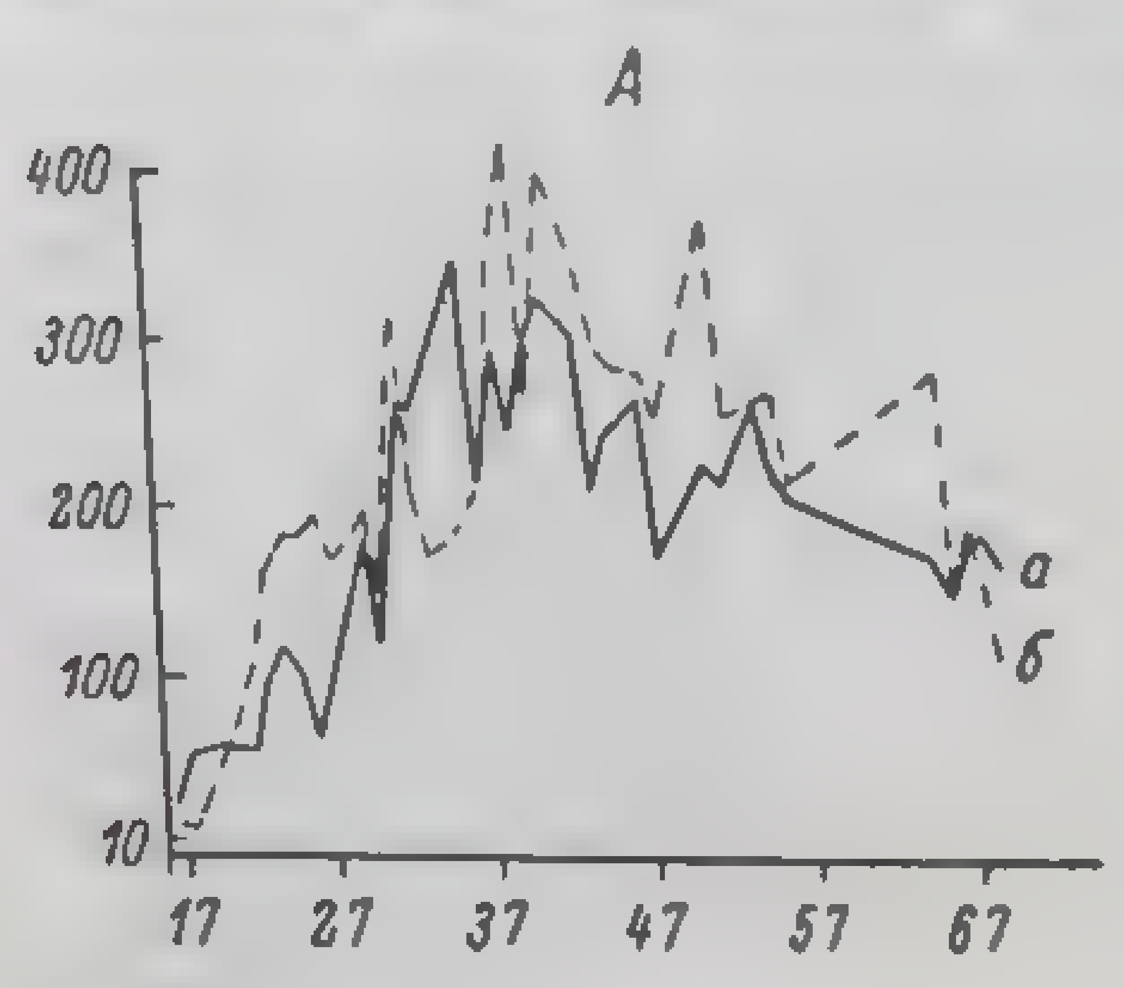
ОПЫТ ВЫРАЩИВАНИЯ МОЛОДНЯКА САМКОЙ ДРУГОГО ВИДА

Этот методический прием весьма важен тем, что он позволяет отделить врожденные генетические и пренатальные влияния от явлений подражания и других постнатальных влияний. В серии исследований новорожденные мыши выращивались лактирующей крысой (Denenberg et al., 1964, 1966; Hudgens et al., 1967, 1968). Подвергнутая испытанию линия мышей известна агрессивным поведением, однако в результате эксперимента был установлен поразительный факт: агрессия может быть уменьшена или ликвидирована, если мыши выращиваются крысой.

Саутвик (Southwick, 1968) показал, что на агрессивность влияет также внутривидовое выращивание. Агрессивное поведение самцов мышей пассивной линии A/J было усилено передачей их сразу после рождения самкам агрессивной линии (CFW). Однако агрессивность мышат линии CFW не уменьшилась в результате выращивания их самкой линии A/J.

Социальные взаимодействия между кошкой и котятами в детстве изучались Розенблатом и сотр. (Rosenblatt et al., 1961). Они выращивали подопытных животных в изоляции — в инкубаторах, в которых находились кормушки с прикрепленными к ним со-

сками. Все группы выращивались в инкубаторах в течение различного времени и в разные возрасты до отнятия от груди. Затем, когда котята были возвращены матерям, авторы наблюдали за их общественно-пищевым поведением. Сосание после возвращения к матери было редким или вовсе отсутствовало, наблюдались признаки расстройства взаимоотношений с матерью и нарушения ориентации в клетке, где животные родились и кормились у матерей до опыта.



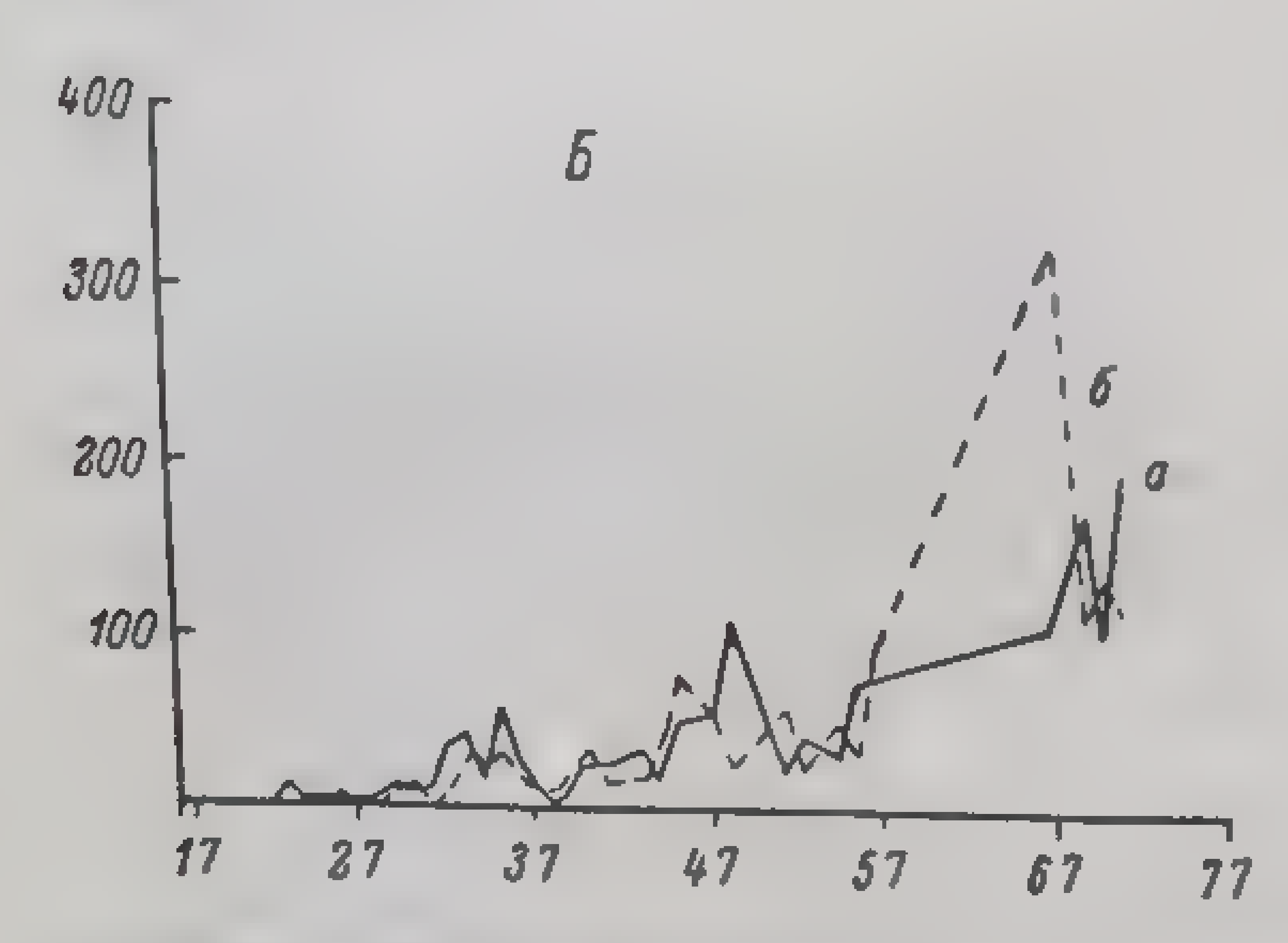


Рис. 24. Развитие роющей и грызущей деятельности у молодняка большой песчанки, выращенной в разных условиях (по: Щеглова, 1958).

А — роющая деятельность; *Б* — грызущая. *а* — песчанка, выращенная песчанкой-матерью; *б* — песчанка, выращенная белой крысой. *По оси абсцисс* — возраст животных, дни; *по оси ординат* — время, сек.

Исследования Щегловой (1959, 1960) имели целью установить роль факторов среды, в том числе и реакций подражания, на формирование деятельности грызения и рытья у некоторых видов грызунов. Молодые животные сразу после рождения выкармливались своими матерями или подкладывались под кормящих самок другого вида. Таким образом, белая крыса выращивала большую песчанку (*Rhombomis opimus*) или, наоборот, большая песчанка — белую крысу, серая крыса — песчанку, и т. д. Специальную серию опытов составило искусственное выращивание песчанок и крыс в теплом мешочке при кормлении их молоком с ватки и пипетки. Начиная со второго дня жизни все животные помещались на 10 мин. в специальную камеру, где имелся объект рытья — сухой прокаленый песок и объекты грызения — деревянные палки. Кроме того, посредине камеры имелась трубка — затемненная нора. В клетках, где постоянно находился молодняк вместе с кормящими их самками, никаких объектов рытья и грызения не было. Подражательная реакция исключалась выращиванием самками другого вида или полной изоляцией от самки.

Наибольший интерес в этих опытах представлял молодняк большой песчанки, выращиваемый искусственно или белой крысой, так как последняя никакой роющей и грызущей деятельности в условиях обычного клеточного содержания не проявляет. На

рис. 24 приведены некоторые данные из этой работы (Щеглова, 1959, 1960, 1968). Возникновение и развитие рефлексов грызения и рытья проявляется у всех песчанок в одни и те же сроки независимо от того, выращены они песчанкой, белой крысой или при искусственном вскармливании. Из рисунка видно, что роющая деятельность появляется у песчанок очень рано (на 16—17-й день), грызение несколько позже (на 20-й день), а уход в нору появляется на 15-й день, что совпадает с днем открытия глаз. Таким образом, формирование основных поведенческих актов в поздний постнатальный период происходит независимо от условий выращивания и не связано с подражанием.

У серой крысы роющая деятельность выражена значительно слабее, чем у большой песчанки; появляется она в онтогенезе на 18—19-й день. Грызение появляется у нее на 22-й день, а уход в нору на 14-й день. Все реакции развиваются в определенные сроки, независимо от условий выращивания. Таким образом, формирование этих реакций явно не связано с образованием каких-либо условных рефлексов и представляет типичную формирующуюся в процессе онтогенеза цепь сложных безусловных рефлексов.

ВЛИЯНИЕ МАТЕРИНСКОГО КОРМЛЕНИЯ И МАТЕРИНСКО-ДЕТСКИХ ОТНОШЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ МОЛОДНЯКА

Влияние возраста, в котором котята отделены от матери, на поведение взрослой кошки описано Зейцем (Seitz, 1959). Одна группа котят была отделена в двухнедельном возрасте; другая — когда котята начали самостоятельно лакать молоко из блюдца (примерно в возрасте 6 недель), а третья группа была вынуждена до 12-недельного возраста довольствоваться только материнским молоком за отсутствием другой пищи. Изучение их поведения во взрослом состоянии показало, что группа котят, отнятая от матери в двухнедельном возрасте, оказалась менее развитой и менее приспособленной.

Скотт и др. (Scott et al., 1959) отнимали от матери щенков в возрасте от 10 до 36 дней и ежедневно наблюдали за количеством сосаний лапы. Щенки, отнятые до 10-го дня жизни, сосали больше, чем контрольные. В 19-дневном возрасте и позднее разницы между подопытными и контрольными щенками не наблюдалось. У щенков, отнятых от матери до 19-го дня жизни, отрицательная корреляция между числом сосаний и средним прибавлением веса после отнятия свидетельствует о том, что животные, которые прибавляют медленнее, большей частью заняты сосанием. Авторы заключили, что внезапное отнятие от матери вызывало увеличение «непищевого» сосания у щенков моложе 19-дневного возраста и что этот эффект имел обратную зависимость от прежнего состояния питания.

Влияние вынужденной задержки отнятия от матери изучалось Левиным (Levine, 1958). Крысята вынуждены были сосать грудь до 35-дневного возраста, так как в клетку, где находилось их гнездо, пища не подавалась. Мать кормили дважды в день в другой клетке. Поскольку поздно отнятые от матери крысята получали неадекватный рацион, для определения влияний каждого из этих факторов в отдельности было использовано несколько контрольных групп. Для обучения реакции избегания во взрослом состоянии крысятам, поздно отнятым от матери, потребовалось больше сочетаний, чем обычно отнятым. Сравнение с крысятами из контрольных групп позволило сделать вывод, что основной причиной здесь явился ненормально длительный контакт с матерью, а не неадекватный рацион.

Описанные выше исследования рассматривали влияния матери и помета в раннем постнатальном периоде. Вольф (Wolf, 1943) изучил влияние временного выключения сенсорных систем на последующее поведение у крыс. Одна группа крыс была лишена возможности слышать на период от 10-го до 25-го дня жизни (отнятия от матери); вторая группа была лишена возможности видеть с 12-го до 25-го дня жизни; имелась контрольная группа. Во взрослом состоянии животные индивидуально обучались, а затем были помещены вместе. При получении пищи в ответ на зрительный и звуковой сигналы те крысы, что в детстве были лишены возможности слышать, чаще выигрывали при зрительном сигнале; лишенные в детстве возможности видеть — при звуковом. Следовательно, животные, временно лишенные возможности пользоваться одним из органов чувств в детстве, во взрослом состоянии проигрывали там, где требовалось именно это чувство. Эти данные были подтверждены (Gauron, Becker, 1959). Раннее прекращение материнского грудного кормления вызывает у крыс необратимые изменения функции почек (Krecek, 1970).

Большое влияние на скорость развития оказывает материнское кормление, особенно в ранний период после рождения. В исследовании Зейца (Seitz, 1954) изучено влияние количества крысят в помете (от 6 до 12) на поведение матери и на последующее поведение самих крысят. Он выбрал это количество как переменную величину из-за того, что крыса имеет 12 сосков, из которых некоторые не функционируют, что создает расстройство питания при помете в 12 крысят. При помете в 6 крысят материнское поведение со стороны самки было выражено резче, чем при 12. Крысы из больших пометов запасали больше пищевых шариков и были более эмоциональны при испытании по методу «открытого поля». Самцы из больших пометов весили меньше и проявляли значительно больше активности при спаривании, чем выросшие среди малого помета. Во втором исследовании Зейц (Seitz, 1958) брал пометы в 3, 6, 9 и 12 крысят и подтвердил ранее полученные данные о том, что материнское поведение самки ослабевает с увеличением количества крысят в помете.

Исследования Зейца позволяют предположить, что, по-видимому, возможно влиять на поведение потомства через экспериментальное воздействие на мать. Денепберг и сотр. (Denenberg et al., 1962a, 1962b) проверили эти положения. Некоторые из матерей-крыс подвергались ежедневно электрораздражению с момента рождения помета до отнятия от груди. Другие интактные самки подбирались к ним под пару на том основании, что крысята у них родились в один день. Каждые 24 часа эти матери менялись местами и таким образом сутки проводили со своими крысятами, сутки — с чужими. Электрораздражение применялось как способ создания «беспокойства», а целью чередования матерей являлось желание подвергнуть молодняк более широкому диапазону воздействий, чем могло иметь место у одной матери. Некоторые пометы получали либо оба, либо ни одного раздражения (контрольные). Электрораздражение, применяемое к самке, приводило к тому, что во взрослом состоянии ее крысята были более эмоциональными и весили меньше, чем выращенные самкой, не подвергавшейся воздействию шока. Чередование самок вызывало значительную смертность среди крысят, уменьшенный вес их при отнятии от груди и повышенную эмоциональность во взрослом состоянии. Оттингер и сотр. (Ottinger et al., 1963) подтвердили, что чередование самок повышало эмоциональность и, что на эмоциональность потомства оказывали влияние как пренатальные (и, по-видимому, генетические) характеристики матери, так и ее постнатальное поведение в отношении молодняка.

Использование электрошока как метода выключения кратковременной памяти наряду с применением гипотермии и некоторыми фармакологическими воздействиями получило широкое распространение при изучении (выделении) реакций кратковременной памяти (Panuska, Popovic, 1965; Misanin et al., 1968; Ильюченок, 1972).

Полученные при этом факты свидетельствуют о том, что применение этих воздействий на организм блокирует кратковременную память в период до ее консолидации. Однако такие сильные воздействия на организм оказывают значительное влияние и в определенные периоды развития, создавая соответствующие проявления стимуляции. Так, например, Денепберг и Белл (Denenberg, Bell, 1960) стимулировали инбредные независимые группы домовых мышей в возрасте 2—3-го, 8—9-го, 15—16-го дней жизни, подвергая их воздействию электрошока в 0.1, 0.3 или 0.5 ма. Вторую группу животных помещали на решетку, но не подвергали электрораздражению, а третью группу животных оставляли контрольной до отнятия их от груди матери. Животные, получившие в детстве шоковое раздражение 0.3 ма, во взрослом состоянии обнаружили наилучшие показатели при обучении. Кроме того, возраст, в котором мыши стимулировались в детстве, явился решающим фактором обучения во взрослом состоянии. Эта работа явилась расширенным продолжением предыдущей работы Денен-

берга (Denenberg, 1959), где мыши, получившие воздействие электрошоком (0.3 ма) в 25-дневном возрасте, имели наивысшие показатели при образовании классических условных рефлексов в возрасте 50 дней.

Рассмотрение приведенных выше исследований показывает, что животные, получившие стимуляцию в детстве (определяемую либо по интенсивности, либо по количеству дней стимуляции), имели затем наилучшие показатели обучения. Карас и Денепберг (Karas, Denenberg, 1961) установили линейную зависимость между стимуляцией в детском возрасте животных и их обучением. Общий вывод из этих исследований заключается в том, что для последующего обучения оптимально благоприятным является определенная степень внешней стимуляции в определенном периоде постнатального развития.

ПРОЦЕДУРА «ДЖЕНТЛИНГ» (GENTLING)

Основным методом кратковременного воздействия на крыс после отнятия их от матери является процедура «джентлинг», впервые предложенная Бернштейном (Bernstein, 1952). Джентлинг заключается в том, что экспериментатор держит животное в левой руке против своей груди и поглаживает спинку крысы большим пальцем правой руки от головы до основания хвоста, делая примерно 50 поглаживаний в минуту. Эта процедура производится один раз в день и продолжается 10 мин.

Процедура джентлинг сходна с хендлингом в том, что она является неадекватным методом раздражения животного. Поскольку джентлинг обычно производится с животными после отнятия их от матери, т. е. на более зрелой стадии развития, чем хендлинг, то влияние джентлинга на крыс может отражать общее явление приручения животных.

Бернштейн (Bernstein, 1957) установил, что крысята, подвергнутые джентлингу с момента отнятия их от матери, обучались решать задачи различения быстрее, чем контрольные. После обучения животные проверялись на закрепление; крысы, которых продолжали поглаживать во время испытаний на закрепление, делали меньше ошибок, чем те, которых не поглаживали.

Выработка условного рефлекса при помощи звонка и удара в раннем возрасте также оказывает влияние на более позднее обучение и закрепление (Denenberg, 1958). У различных групп мышей были выработаны такие условные рефлексы в возрасте между 16-м и 40-м днями. Оценка закрепления в 50-дневном возрасте (определяемого критерием затухания) показала, что закрепление было последовательно связано с возрастом, предшествующим выработке условного рефлекса; у животных, у которых вырабатывали условный рефлекс в 16-дневном возрасте, никаких следов закрепления не наблюдалось; у 40-дневных были обнаружены наивысшие показатели закрепления. Затем у животных вновь выра-

батывался условный рефлекс; у мышей, первоначально подвергнутых выработке рефлекса в возрасте между 20-м и 24-м днями, были в основном те же самые показатели и при повторной выработке, и их результаты были лучше, чем у группы животных, первоначально подвергнутой выработке рефлекса в 16-дневном возрасте, и чем у контрольных. Эти данные наводят на мысль, что у мышей переход от критического периода социализации к юношескому периоду происходит между 16-м и 20-м днями жизни. Между поглаживанием, активностью и весом тела последовательной зависимости обнаружено не было (Denenberg, 1962).

Влияние поглаживания после отнятия от матери не столь последовательно и не так широко, как влияние хендлинга на животных до отнятия их от матери. Сравнение хендлинга и джентлинга как до, так и после отнятия от матери показало, что обе эти процедуры до отнятия от матери способствуют увеличению веса тела и уровню выживания, тогда как джентлинг после отнятия не оказывает никакого влияния в сравнении с этим явлением в контрольной группе (Levine, Otis, 1958).

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ ЖИВОТНЫХ

Влияние условий среды после отнятия животных от матери, т. е. после распада гнездовых отношений, в английской литературе часто обозначается как ранний опыт (early experience), оказывающий большое воздействие на поведение взрослого животного. Этот материал, собранный в основном американскими психологами, является по существу исследованиями в области экспериментального восприятия животных. В основе этих исследований лежит легендарный опыт Ликурга с воспитанием щенков собаки в изоляции от внешнего мира и на свободе. Этот простой по своему замыслу эксперимент был повторен в Павловской школе С. Н. Выржиковским и Ф. П. Майоровым (1933), а также некоторыми другими исследователями.

В опытах на лабораторных крысах «свободное» поведение подразумевало содержание молодняка в закрытом ящике размером около 1.2 м², куда помещают крыс после отнятия от матери. В ящике устроены туннели, спуски, качели и находится ряд мелких предметов, которыми могут манипулировать животные. Пища и вода находятся там же. В таких условиях крысята содержатся разное время с последующим исследованием поведения во взрослом состоянии (в возрасте около 18 недель). При испытании в лабиринте наилучшие результаты в смысле способности к обучению показали животные, содержащиеся в свободных условиях в течение трех недель после отнятия от матери. Содержание в тех же условиях через 13—15 недель после отнятия от матери не влияло на последующий эффект обучения (Forgays, Read, 1962; Denenberg et al., 1968). Свободное содержание может изме-

нить характер поведения и способность к обучению во взрослом состоянии. По данным Купера и Цубека (Cooper, Zubek, 1958), крысы, искусственно отобранные в зависимости от количества ошибок в лабиринте — способные (делавшие мало ошибок) или тупые (делавшие много ошибок), — содержались в улучшенных, нормальных или ограниченных условиях среды. При содержании в улучшенных условиях «тупые» крысы работали в лабиринте так же хорошо, как «способные», тоже содержавшиеся в улучшенных условиях. Наоборот, «способные» крысы после содержания в ограниченных условиях делали так же много ошибок в лабиринте, как и «тупые». Имеется значительный материал, указывающий на значение раннего опыта на зрительные восприятия формы в опытах на крысах (Forgus, 1956; Meyer, McGee, 1959), на шимпанзе (Riesen, 1950), на кошках (Hubel, Wiesel, 1963, 1965). Интересно отметить, что временное лишение зрения оказывает значительное влияние только в ранний период развития и что это воздействие не влияет на зрительное восприятие взрослой кошки.

В. К. Шепелева (1955, 1971а) показала, что временное выключение зрительной реакции у собак приводит не только к резкому изменению поведения — животные много спят, но и к повышению чувствительности кожного анализатора. При длительном выключении зрения наступают явления адаптации и двигательная активность возрастает. К сожалению, подобные исследования в раннем возрасте (чувствительный период) нам неизвестны.

Исключительно большое влияние оказывают условия выращивания животных на «социальное» и половое поведение. Вуд-Гашу (Wood-Gush, 1958) не удалось обнаружить четких различий в половом поведении выращенных в изоляции и в обычных условиях молодых петушков. Точно так же Барон и Киш (Baron, Kish, 1960) не смогли получить данных о каком-либо длительном ухудшении «общественного» поведения у кур, выращенных в изоляции, парами или в стае. Выращенные в изоляции цыплята в 4-недельном возрасте меньше времени проводили вблизи другого животного, чем выращенные парами или в стае; поведение двух последних групп было одинаковым. К 10-недельному возрасту все эти различия исчезали. Условия выращивания оказывают влияние на половое поведение индюков (Schein, Hale, 1959). Самцы, которым был введен андроген, и самки содержались в группах или в зрительной изоляции от других индюков. Ряд объектов, включая голову птенца и руку человека, использовали в качестве сексуального раздражения при испытаниях птиц в возрасте 35 дней. (Ранее было установлено, что голова птенца является адекватным стимулом для возбуждения полового поведения у взрослых самцов индюков). Независимо от условий выращивания птицы проявили обычные формы полового поведения. Однако выращенные в изоляции индюки реагировали половым

поведением на человеческую руку, тогда как содержавшиеся в группах отдавали предпочтение голове птенца. Шейн (Schein, 1960) сообщил, что эти различия сохранялись и во взрослом состоянии. Самцы испытывались примерно через 10 месяцев, когда они достигли половой зрелости; те, которые выращивались в группах, реагировали на самок обычным образом; выращенные же в изоляции игнорировали самок и проявляли половое поведение в отношении руки человека. Год спустя самцы, выращенные изолированно, спаривались с самками в отсутствие человека, но не обращали внимания на самок в присутствии экспериментатора.

Бич (Beach, 1942) изучал влияние группового выращивания крыс на половое поведение. После отнятия детенышей от матери в 21-дневном возрасте животные содержались в отдельных клетках, в одной большой клетке с самками и отдельно одни самцы. Наиболее ярко выраженное половое поведение наблюдалось у содержавшихся в изоляции, затем у самцов, содержавшихся вместе с самками и, наконец, у тех, что находились среди одних самцов. В более позднем исследовании Бич (Beach, 1958) установил, что половое поведение крыс, изолированных в 14-дневном возрасте, было столь же активным, как и поведение выращенных в группе. Каган и Бич (Kagan, Beach, 1953) содержали самцов крыс в отдельных клетках и в качестве контрольных использовали самцов, которым раз в неделю вплоть до испытания давали играть с другим самцом или самкой. Наиболее частое выделение семенной жидкости во взрослом состоянии наблюдалось у крыс, которые все время были в изоляции, наименее частое — у тех, которые имели ранний опыт игры с самками. Авторы относят это за счет столкновения «поведенческих тенденций». У самцов вырабатывалась привычка еще до достижения половой зрелости во время игры бороться с самками, и эта тенденция оказалась достаточно сильной, чтобы помешать половому поведению. При содержании мышей в изоляции с момента отнятия от матери до испытания в возрасте примерно 110 дней и при содержании вместе с отцами и братьями, с матерями и сестрами наиболее агрессивными были мыши после изоляции (King, Gurney, 1954). Хадженс и др. (Hudgens et al., 1968) установили, что мыши, выращенные в изоляции, после отнятия от матери, были менее агрессивными, чем выращенные с другими мышами или крысами.

Для выявления значения социальной изоляции для полового поведения Кинг (King, 1956) содержал две группы мышей. Никаких различий в половом поведении обеих групп не было обнаружено, за исключением того, что мыши, содержавшиеся с другими мышами, вдвое чаще обнюхивали свои гениталии.

В последующей работе Кинг (King, 1957) показал, что 10-дневного периода «социального» контакта непосредственно после отнятия от матери оказывается вполне достаточно для возбуждения максимальной агрессивности; 5-дневный период оказался недоста-

точным. Следовательно, социальный контакт непосредственно после отнятия от груди матери имеет большее значение, чем после достижения зрелости. По-видимому, изоляция не влияет на половое поведение мышей и крыс, но у морских свинок она несомненно играет существенную роль. Валенстайн и Юнг (Valenstein, Young, 1955) установили, что половое поведение во взрослом состоянии было резче выражено у самцов, содержавшихся в группах, чем у выращенных в изоляции. Половая активность обеих групп после кастрации падала до одной и той же величины. После введения тестостерон-проприоната успешно спариваться могли только те самцы, у которых ранее наблюдались организованные формы полового поведения. Таким образом, предшествующий опыт имеет решающее значение при определении эффективности воздействия тестостерон-проприоната на возникновение полового поведения.

Кларк и сотр. (Clarke et al., 1951) содержали трех шотландских терьеров в комнатных условиях в качестве домашних «любимцев», а трех других из этого же помета — в одной сравнительно небольшой клетке из непрозрачного материала. Эти собаки никогда не выходили из клетки, и единственный контакт с человеком осуществлялся во время кормления. Они содержались в этой клетке до 7.5-месячного возраста, а затем были выпущены в лабораторию. При испытаниях в конкурентной ситуации собаки из клетки уступали выращенным в домашних условиях. Они стремились занять подчиненное положение и были равнодушны к присутствию новых собак. При лишении пищи они были значительно более пассивны и сдержанны.

В аналогичном эксперименте Мельцак и Томпсон (Melzack, Thompson, 1956) содержали 21 шотландского терьера в различного рода ограниченных условиях и 16 контрольных собак в качестве любимцев в домах или в лаборатории. В испытании в соревновании при получении пищи контрольные собаки больше выигрывали, чем выращенные в ухудшенных условиях; последние делились своей пищей друг с другом. Кроме того, более молодые собаки из выращенных в нормальных условиях отнимали пищу у более старых подопытных животных. Таким образом, легендарный опыт спартанского законодателя Ликурга подтвержден современными исследователями.

Мейсон (Mason, 1960) изучал влияние социального ограничения на поведение обезьян-резусов. Группа, подвергнутая ограничениям, состояла из 6 обезьян, рожденных в лаборатории и отнятых от матери до окончания первого месяца жизни. Они содержались в отдельных клетках, что препятствовало физическому контакту между обезьянами, но не мешало им видеть и слышать друг друга. Вторая группа животных состояла из 6 одичавших обезьян такого же возраста, отловленных на воле и размещенных по двое или группами. За месяц до начала испытаний их рассадили. Испытание состояло в рассаживании обезьян попарно с дру-

гими членами той группы, в которой они все время находились, и в регистрации социального и полового поведения, последовавшего в результате такого перемещения. У животных из группы, содержавшейся в ограниченных условиях, наблюдалось более частое и длительное агрессивное поведение и менее длительное половое, чем у одичавших. Половое поведение у первых было ослабленным, особенно у самцов. Поскольку половой опыт самок сильно отличался, было поставлено еще одно исследование, в котором самцы из обеих групп испытывались с одними и теми же самками, имеющими опыт социальных взаимоотношений. И в этих условиях были обнаружены большие различия в организации сексуальных особенностей самцов из ограниченной группы.

О таком же явлении половой неполноценности у обезьян-резусов, отнятых у матерей сразу после рождения и выкормленных искусственной «матерью», сообщил Харлоу (Harlow, 1958, 1960). Кроме того, материнское поведение тех немногих самок, которые забеременели, было нарушенным.

Особое место в понимании роли среды развития для формирования поведения занимают опыты с обогащением и обеднением «среды» в широком понимании, куда входят воздействия как на сенсорные системы организма, так и на химические процессы роста и развития. История этих исследований восходит к легендарному опыту Ликурга с двумя щенками.

В 1780 г. итальянский анатом Гаэкано Малакарно опубликовал результаты опытов с обучением ряда животных и с последующим изучением их мозга. Были взяты пары щенят, попугаев, щеглов, черных дроздов из одного помета (кладки). Один из каждой пары обучался исследователем, а другой оставался необученным. Последующее исследование мозга показало, что в мозжечке обученных животных оказалось больше складок, чем у необученных. Эти опыты остались неповторенными и, по свидетельству современных исследователей из Калифорнийского университета в Беркли, были забыты. Розенцвейг и сотр. (Rosenzweig et al., 1972) изучали ряд изменений в головном мозгу (затылочной коре) крыс при содержании их в условиях «обогащенной» и «обедненной» среды от 25 до 100 дней (рис. 25). Авторы исходили из того, что обычно в лаборатории в клетке содержатся 3 крысы. В обедненной среде в клетке помещается только одна крыса. В обогащенной среде в большой клетке, снабженной игрушками, которые ежедневно менялись, содержалось вместе 12 крыс. Питание и вода во всех клетках имелись в избытке. На рис. 26 приведены биохимические, гистохимические и морфологические изменения в затылочной коре у крыс из обедненной и обогащенной сред. Почти все изменения были достоверными. Обращает на себя внимание резкое увеличение толщины затылочной коры у «обогащенных» крыс, а также возрастание числа анатомических синаптических соединений (на 50% на единицу площади) и уменьшение их размера.

Большую серию исследований такого рода провела группа чехословацких физиологов, которые «обеднили» не только внешнюю среду, но и питание, в частности его белковый компонент. У животных, выращенных на пониженном белковом рационе, были обнаружены замедление скорости миэлинизации нервных

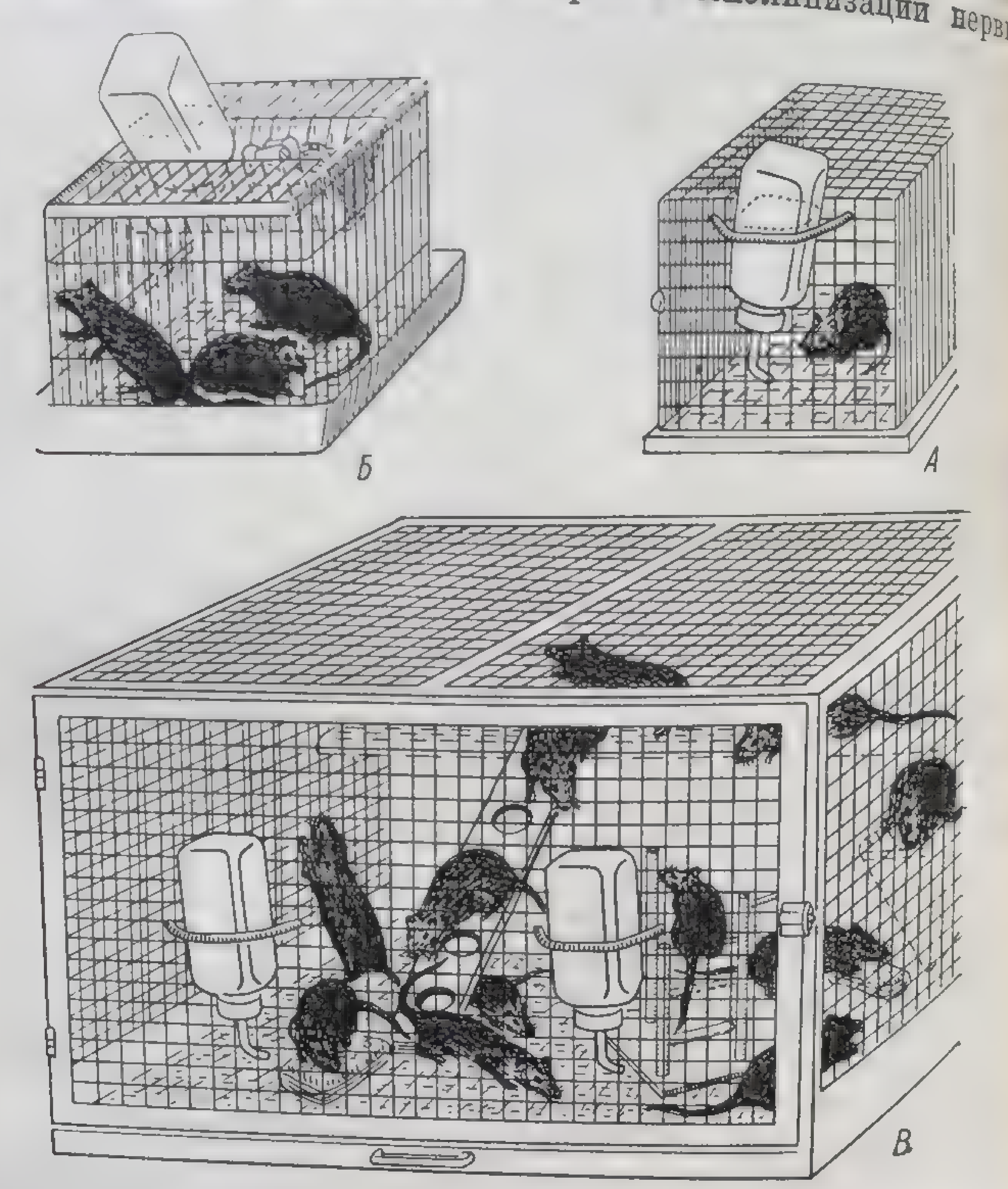


Рис. 25. Условия содержания крыс в опыте по изучению влияния среды на развитие мозга (по: Rosenzweig et al., 1972).

А — одиночное содержание; *Б* — содержание в группе; *В* — содержание в группе с расширенной «сферой» деятельности.

волокон, развития пирамидных нейронов сенсомоторной области коры мозга, увеличение латентного периода зрительных и акустических вызванных потенциалов (Myslivecek, 1970; Safanda et al., 1971; Myslivecek et al., 1974).

Таким образом, выявилась большая область явлений, связанная с питанием, с одной стороны, и поступлением раздражителей из внешней среды — с другой. Важно при этом отметить, что как внутренние, так и внешние влияния воздействуют не только на

общее развитие организма, но прежде всего на формирование центральной нервной системы — головного мозга. Мы еще ничего не знаем о комбинированном воздействии упомянутых режимов содержания животных, об их последовательном воздействии и т. д.

В эколого-физиологическом плане — это весьма важный путь экспериментального изучения онтогенеза, призванный осветить многие стороны физиологических характеристик природных популяций животных.

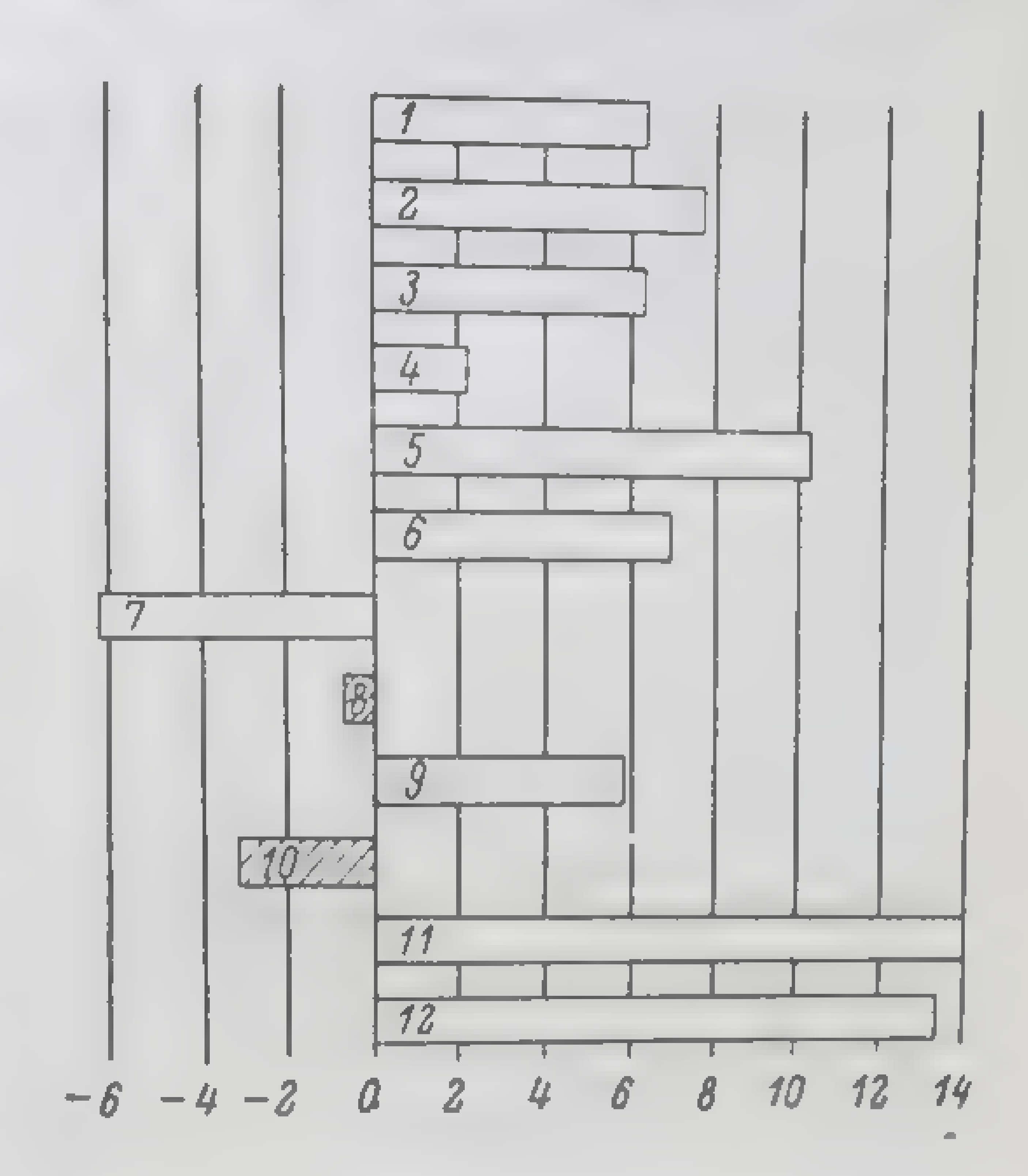


Рис. 26. Биохимические, гистохимические и морфологические изменения в мозгу крыс в «обогащенной» и «обедненной» средах. (по: Rosenzweig, et al., 1972).

1 — вес мозга; 2 — общее содержание белка; 3 — толщина коры; 4 — общее содержание ацетилхолинэстеразы; 5 — общая холинэстераза; 6 — общая гексокиназа; 7 — ДНК; 8 — РНК; 9 — РНК/ДНК; 10 — количество нейронов; 11 — количество глиальных клеток; 12 — поперечное сечение клеток-нейронов. *Цифры внизу* — отклонения от величин при одиночном содержании крыс, %.

* *
*

Изложенный в настоящей главе материал охватывает довольно разнообразные попытки исследователей установить зависимость между влияниями на организм в разные периоды развития и его поведением во взрослом состоянии. Широкий охват вопроса и разнообразие задач и методов исследования не позволяет сделать каких-то обобщающих выводов. Тем не менее следует рассмотреть некоторые общие вопросы, связанные с формированием поведения в раннем онтогенезе, так как эти фактические данные являются по существу экспериментальной основой воспитания в широком смысле слова.

При рассмотрении этих фактов следует разграничить две категории явлений. Первая — это непосредственное изменение условий развития и возникающие на этой основе нарушения и отклонения от нормального для данного вида (генетически запрограммированного) развития поведения. Сюда следует отнести все образование искусственных условных рефлексов — факультативного обучения. Сюда же следует отнести и необычные для вида формы импринтирования, голосовые имитации и т. д. В эту же группу явлений следует отнести и нарушения видового стереотипа поведения, вызываемого необычными условиями развития. Вся эта обширная группа явлений характеризуется тем, что может быть

выявлена уже в самый период развития, т. е. непосредственно после воздействия определенного комплекса раздражителей. Наиболее типичными примерами этих изменений поведения являются случаи нарушений жизненного стереотипа, включающего очень сложное сочетание наследственных и приобретенных элементов. Сюда относятся изменения пищевых реакций, реакций следования и «социализации», оборонительного поведения.

Вторая группа явлений включает следы воздействий на организм, имевших место в определенном возрастном периоде (этот период можно назвать критическим) на последующие стойкие изменения поведения. Сюда следует отнести прежде всего все явления одомашнивания диких животных, изменения поведения популяций видов в связи с воздействием человека на природные комплексы и т. д. Эта же группа включает и глубокие стойкие сдвиги гормональных систем, приводящие к нарушениям полового поведения, его извращениям и т. д. Сейчас нет никакой возможности охарактеризовать физиологические механизмы этих двух больших групп явлений, лежащих в основе «воспитания» организма, однако их значение для формирования поведения не только животного, но и человека не вызывает никаких сомнений. Эта проблема, несмотря на ее необычайную актуальность, остается еще в стороне от ведущих направлений в изучении поведения человека и животных.

Глава IV. ЭНЕРГЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ И СПОНТАННАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

ПОВЕДЕНИЕ И ЭНЕРГЕТИКА ОРГАНИЗМА

Видовые особенности поведения организма столь многообразны, что до настоящего времени для них не существует не только единой классификации, но нет и общих принципов, по которым их можно было бы систематизировать.

Предложенные до настоящего времени классификации форм поведения основывались на генетических принципах разделения врожденного и приобретенного (Дарвин, Павлов, Морган, Торндайк и мн. др.), на биологическом значении отдельных его форм (Павлов, Темброк, Бирюков, Слоним и др.), на физиологической структуре поведения (Рожанский, Тинберген, Крэг и др.). Во всех этих классификациях и описаниях поведения под определенным углом зрения рассматриваются отдельные его формы, иногда их взаимоотношения, но не делается никаких попыток дать в целом количественную характеристику поведения животных отдельных видов. Такая характеристика не может быть дана в каких-либо физиологических параметрах, и единственным критерием здесь может быть измерение затраченного на произведенную организмом работу тепла. Вне зависимости от изучения собственно проблем поведения мощное развитие учения об энергетике целостного организма уже вышло далеко за пределы экспериментально-физиологических исследований и нашло свое отражение в энергетической характеристике целых популяций видов, а также биоценозов, связанных определенной территорией (Allee, 1934, 1937; Petrusewicz, 1957, 1963, 1966; Christian, 1963; Gorecki, 1966; Grodsinski, 1966; Grodsinski, Gorecki, 1967, и мн. др.).

Такая постановка вопроса предъявляет к физиологическим исследованиям поведения совершенно новые требования, исходя из общей характеристики животного данного вида в разных условиях развития популяции, а отчасти и из межпопуляционных, биоценотических, взаимоотношений.

Общеизвестно, что энергетика животного организма является наиболее общей и вместе с тем наиболее точной характеристикой суммарного обмена веществ, интегральной мерой всех его многочисленных форм деятельности. Более того, энергетика целого организма, скрывая отдельные проявления форм деятельности, поз-

воляет тем не менее оценить общий уровень жизнедеятельности организма, выразить его в совершенно точных и сравнимых для разных организмов количественных единицах, суммировать энергетический эквивалент протекания вегетативных функций двигательной активности животного.

Представления об «энергии деятельности», «энергии поведения» являются довольно распространенными как в физиологии, так и в психологии, хотя исследователи не пытаются их анализировать в каких-либо конкретных единицах (Анохин, 1968; Судаков, 1971, и др.). Обычно под этими терминами (особенно при описании мотивационного поведения) подразумевают интенсивность проявлений деятельности организма и пользуются для оценки косвенными критериями, например скоростью протекания реакции, электрическим компонентом, латентным периодом и т. д.

Почти сто лет назад Рубнером (Rubner, 1883) установлен факт значительного постоянства энергетического расхода в покое и зависимости его от веса тела для животных разных видов. Это положение получило подтверждение в большом количестве исследований, где обосновано значение таких факторов, как поверхность тела, содержание белка и жира в теле, общая активность организма (так называемая энергия существования), экологические факторы (Rubner, 1902; Benedict, 1938; Слоним, 1952, 1962; Zeuthen, 1953; Harker, 1960a, 1960b; Kendeigh, 1966, и др.). Если энергетический расход организма детерминирован определенными факторами и является для данного вида постоянным, то возникает вопрос, в какой мере двигательная активность и ее энергетический эквивалент также постоянны у животных различных видов, и не является ли суммарный расход энергии в естественных или искусственных условиях существования видовым, таксономическим признаком. Ясно, что ответ на этот вопрос может дать лишь суммарная количественная характеристика активности.

ОБЩАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И ЕЕ КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Первым исследованием такого рода была работа О. П. Щербаковой (1949а), выполненная в нашей лаборатории еще до Отечественной войны на обезьянах в Сухуми. На протяжении года с лишним у обезьяны, помещенной в большую (3 м^3) клетку, регистрировалась вся ежедневная и ежечасовая активность. Учитывались все прыжки с полки на полку и перемещение по горизонтальной плоскости. Это позволило подсчитать общее количество движений за сутки, величину выполненной работы (в кг/м) и перемещение по горизонтали (в м/кг). Таким образом были исследованы две обезьяны-гамадрила.

Как видно из рис. 27, число движений и величина внешней выполненной животным работы обнаруживают весьма значительные сезонные колебания. В жаркое время количество верти-

кальных перемещений снижается, что, очевидно, приводит к уменьшению теплообразования в организме. Однако самый важный вывод, который был в свое время сделан из этой работы, заключается в том, что суммарная величина двигательной активности, изучаемая в течение большого отрезка времени (сутки), является величиной постоянной, подлежащей точной регистрации и оценке.

Это положение нашло отражение в большом количестве отечественных и иностранных исследований, установивших не только

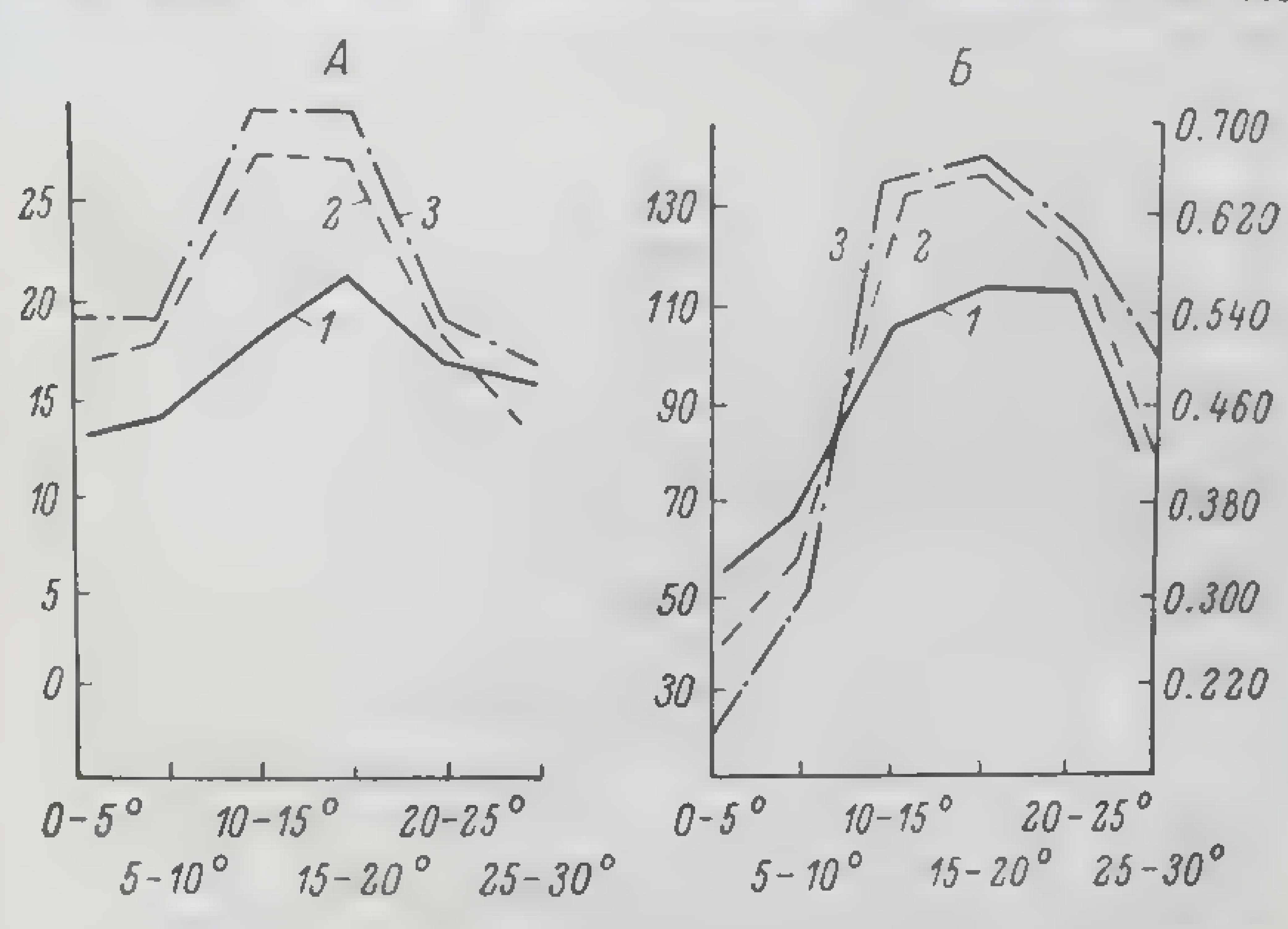


Рис. 27. Двигательная активность и теплопродукция у обезьян при разных температурах среды (по: Щербакова, 1949а).

А — время суток с 7 до 13 час.; *Б* — время суток с 13 до 20 час. *1* — двигательная активность; *2* — величина выполненной работы; *3* — теплопродукция. *По оси абсцисс* — температура воздуха, °С; *по оси ординат: на А* — движения, мин.; на *Б слева* — величина работы, кг/м/мин.; *справа* — большие калории/мин.

распределение активности по часам суток, но и приблизительную повторяемость этой активности изо дня в день при одинаковых физиологических состояниях и условиях освещения, питания и температуры (Richter, 1927; Щербакова, 1937, 1949б, 1949в; Калабухов, 1950; Черкович, 1953а, и мн. др.).

Однако предположение о том, что суммарная двигательная активность животных является генетически обусловленным фактором, требовало тщательного изучения тех фенотипических наслоений, которые неизбежно возникают как в природных, так и в особенности в искусственных условиях содержания животных. В этом плане весьма интересны систематические исследования двигательной активности и распределение ее по часам суток в различные сезоны, проведенные Э. В. Пономаревой (1971а, 1971б, 1971в) в условиях Уголка Дурова (Москва). Следует отметить, что все дикие животные поступают в Уголок в самом молодом возрасте, содержатся при искусственном освещении, и

их активность в значительной мере может определяться ритмом работы Уголка, выступлениями на сцене и т. д. Именно в этих совершенно искусственных условиях содержания с раннего возраста представляло интерес проследить за протеканием природных сезонных и суточных ритмов двигательной активности. Исследование велось визуально с применением метода непрерывной отметки. Ниже будут приведены некоторые данные, полученные в этой большой работе.

Как известно, одним из существующих факторов, оказывающих влияние на общую активность животного, является освещение. В опытах Л. Г. Филатовой (1949) круглосуточное затемнение вызывало у ночного животного — серого хомячка (*Cricetulus migratorius*) сначала снижение активности, а затем ее восстановление. При этом нарушался суточный ритм, и животные от ночного ритма переходили к полной аритмии.

Эти факты были подтверждены Э. В. Пономаревой в опытах на белках — типичных дневных животных. Белки, перенесенные из естественного освещения в закрытое помещение с ограниченной освещенностью, в течение суток снижали двигательную активность в 2—3 раза. В последующие дни активность повышалась и на 3—4-е сутки достигала прежних величин. Таким образом, у грызунов уровень суммарной активности не может быть ограничен изменениями освещения. Бег белки в колесе не является пищедобывательной деятельностью и может быть точно измерен по числу оборотов колеса.

Количественная оценка активности на протяжении ряда суток в разные сезоны позволяет утверждать, что существует очень четко повторяемое суточное распределение активности и что она зависит от времени года. У медведей (бурого и гималайского) наблюдается значительное снижение активности в зимний период, несмотря на полноценное кормление. Такие же сезонные изменения активности наблюдались у впадающих в природе в кратковременный зимний сон животных: у уссурийской енотовидной собаки и барсука. Следовательно, у диких животных величина двигательной активности при одинаковых в течение года условиях кормления и содержания изменяется. Эти изменения не всегда совпадают с естественными сезонными изменениями режима освещения. У барсука, по данным Э. В. Пономаревой, кормление может приводить к значительному возрастанию активности, хотя прием пищи при этом занимает всего лишь 2.1% суточного времени. Прекращение кормления приводит к появлению зимнего сна, т. е. к полному прекращению активности, из чего явствует, что сильно измененная в условиях неволи двигательная активность все же сохраняет некоторые видовые черты (рис. 28).

Совершенно иначе ведет себя выращенная в неволе красная лисица. Здесь суточная периодика становится дневной, а сезонные изменения активности практически отсутствуют. Следовательно, режим жизни и деятельности человека воспринимается

дикими животными по-разному, и этот факт нам представляется весьма важным для понимания физиологических основ одомашнивания. Имеется огромный материал, свидетельствующий о том, что у одомашненных видов, принадлежащих к разным систематическим группам, сохраняются лишь рудименты суточной периодики или она полностью синхронизируется с ритмом жизни и деятельности человека.

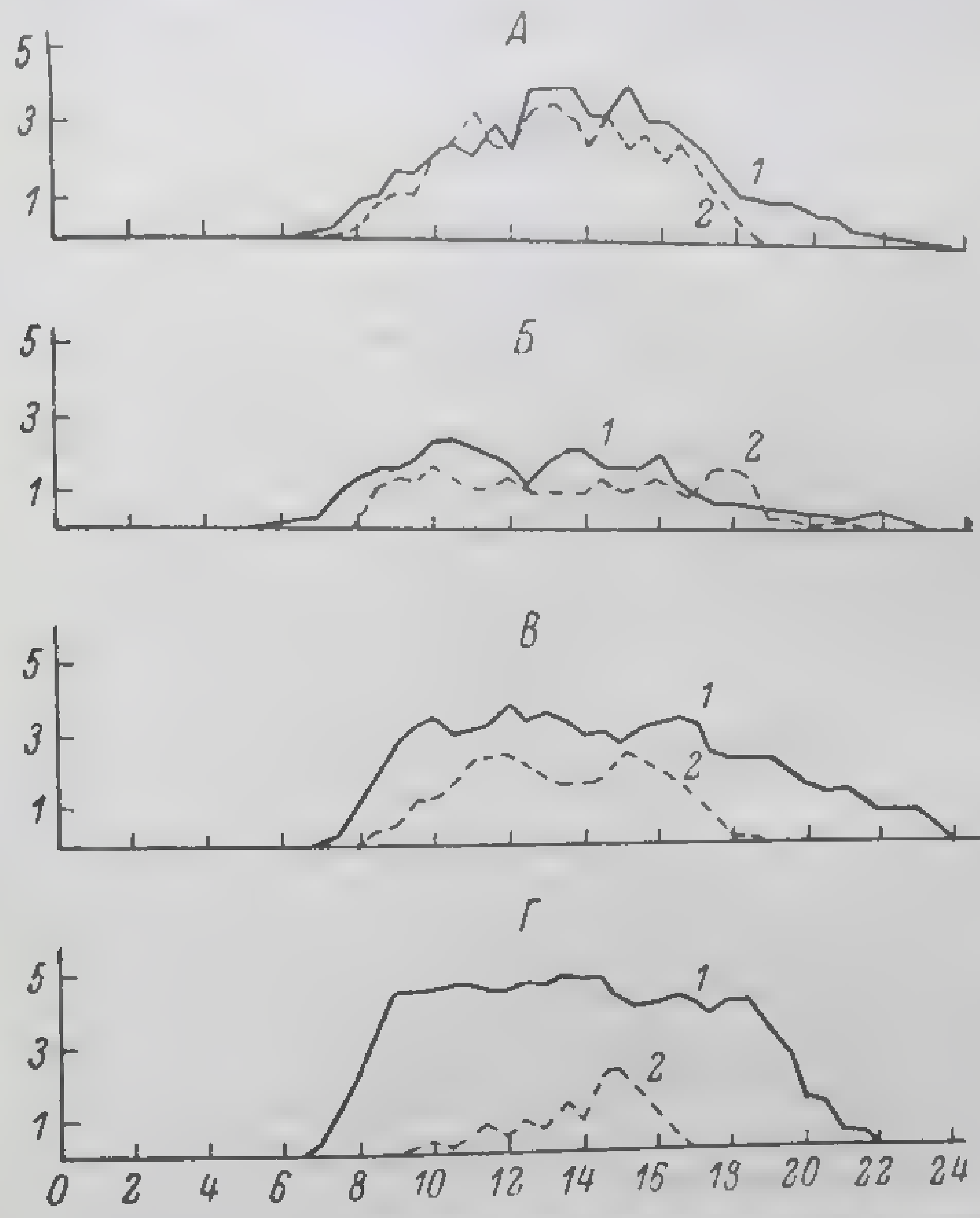


Рис. 28. Сезонные изменения двигательной активности у некоторых млекопитающих при постоянном искусственном освещении и режиме содержания в неволе (по: Пономарева, 1971а).

А — лисица; Б — уссурийский енот; В — гималайский медведь; Г — барсук. 1 — летний сезон; 2 — зимний. *По оси абсцисс* — время суток; *по оси ординат* — активность, баллы.

Значительное постоянство поведения в условиях пастбища в горах наблюдал В. Т. Иванцов (1966) на разных породах овец. Он установил, что животные разных пород значительно отличаются по времени пастьбы и отдыха.

Приведенный материал позволяет сделать два вывода. Первый свидетельствует о существовании довольно постоянной для каждого вида и каждой особи нормы двигательной активности, которая может быть изменена под влиянием как факторов внешней среды, так и эндогенных факторов. В числе последних большое значение имеют сезонные изменения в организме. Вместе с тем в общую двигательную активность включаются различные ее

формы, способные замещать одна другую, что будет показано ниже. Второй вывод: суммарная и двигательная активность животного складывается из облигатного поведения, строго постоянного, детерминированного «внутренними потребностями организма», и из столь же детерминированного факультативного поведения, возникающего как бы самопроизвольно, возможно связанного с состоянием самого двигательного аппарата. Эти две формы двигательной активности необходимо рассмотреть отдельно.

ОБЛИГАТНАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

В этой группе явлений наиболее важное место занимает пищевое и пищедобывательное поведение. Эти виды активности животных отличаются наибольшим разнообразием. Особенно это касается пищедобывательной деятельности.

В исследовании А. Р. Макаровой (1965) изучалось время, затрачиваемое на поедание корма различными млекопитающими в условиях Ленинградского зоологического сада и в лаборатории. Всего было изучено 27 видов, принадлежащих к разным отрядам млекопитающих. Оказалось, что продолжительность акта еды колеблется от 3 до 435 мин. в сутки (табл. 3). Наименьшая продолжительность наблюдается у хищных млекопитающих, наибольшая — у жвачных. В условиях неволи, где пищедобывательная деятельность полностью исключена, время еды в основном определяется удельной калорийностью корма. У хищных видов (тигр, тюлень) число калорий, поступающих в организм в минуту, достигает 300 и более. У жвачных эта величина не превышает 12—15 ккал./мин. У копытных процесс поедания корма занимает 13% времени суток и более. У зайцев это время не превышает 16% суточного. Следовательно, время пищевой активности зависит не только от калорийности корма, но и от характера пищедобывательной деятельности. У мелких грызунов, питающихся зернами растений, время, затрачиваемое на питание, очень невелико (у желтогорлой мыши не превышает 1.5% суточного). У животных со всеядным типом питания (кабана, муравьеда, броненосца и барсука) время, затрачиваемое на акт еды, также не превышает 2—2.8% суточного.

Рассмотрение и сопоставление этих данных с общей активностью приводит к выводу, что величина суточной активности не может зависеть только от пищевых потребностей организма. Практически суточная активность всегда превышает необходимое для питания время и, очевидно, даже в условиях неволи имеется другая форма двигательной активности, не связанная с «превращением нужд тела в поведение» (Kubie, 1948; Dell, 1958).

Следовательно, само кормление не является причиной появления дополнительной активности, что подтвердилось, например, в опытах на крысах Рихтером (Richter, 1927), а служит лишь

Таблица 3

Характеристика поедания корма млекопитающими
(по: Макарова, 1965)

Животное	Вес тела, кг	Время, затрачиваемое на еду за сутки		Калорийность пищи, большие калории	
		мин.	%	за сутки	в мин.
Плотоядные виды					
Тюлень	—	8	0.55	4320	570
Тигр	300	22	1.35	6856	311
Лев	250	17	1.09	9213	452
Леопард	75	12	0.85	3071	256
Гиена	85	2.9	0.62	1870	208
Пума	—	18	1.26	2822	157
Лисица	5.5	8	0.53	413	52
Шакал	—	28	1.98	1618	58
Растительноядные виды					
Кенгуру	30	289	20	616	2.1
Дикобраз	10	48	3.3	878	18.3
Заяц-беляк	5	234	16.2	317	1.3
Северный олень	120	420	29.1	2934	7.0
Бухарский олень	150	255	17.7	2267	8.8
Марал	200	218	15.1	1615	7.5
Лань	95	435	30.2	2049	4.7
Антилопа гну	150	351	24.6	4538	12.9
Антилопа нильгау	135	247	17.1	2146	8.7
Зебра	340	405	28.1	3491	8.6
Кулан	250	282	19.6	3857	13.6
Пони	125	414	28.9	3642	8.8
Овца (в стойле зимой)	70	155	13	1573	10.1
Песчанка	0.382	142	9.85	69	0.48
Желтогорлая мышь	0.21	21	1.45	12	0.57
Всеядные виды					
Кабан	200	40	2.8	4843	121.1
Муравьед	40	30	2.0	1701	56.1
Барсук	9.0	31	2.1	1299	41.9
Броненосец	5.5	3	0.2	96	32.0

своеобразной стимуляцией для возникновения других форм поведения. Думать о непосредственном мотивационном эффекте поведения здесь абсолютно невозможно.

Совершенно очевидно, что у ряда животных, в частности у непарнокопытных и жвачных, время, затрачиваемое на прием пищи, занимает значительную часть суток, и в этом случае двигательная активность в значительной мере определяется потребностями питания организма. Это особенно характерно для животных, не обладающих многокамерным желудком, — лошадей,

у которых в условиях пастбищного содержания продолжительность пастьбы может достигать 70—75% суточного времени (Слоним, 1962).

ФАКУЛЬТАТИВНАЯ (СПОНТАННАЯ) ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ НА ПРИМЕРЕ ИГРОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

При изучении в лабораторных условиях многих проявлений мышечной деятельности животных, имеющих врожденный, инстинктивный, характер, обращают на себя внимание те из них, возникновение которых не вызывается явными внешними стимулами и которые не являются хорошо выраженными ответами на внешние или внутренние раздражения. К ним относятся многие врожденные акты поведения, как например следование за движущимся предметом, рытье земли, грызение, запасание корма. Все они вызываются совершенно определенными агентами внешней среды и формируются в процессе постнатального онтогенеза в разные сроки. Устранение вызывающих эти рефлекторные акты раздражений — изоляция от объектов рытья, от возможности запасать корм — не оказывает влияния на формирование этих форм деятельности. Они появляются в те же сроки и проявляются с той же интенсивностью, что и у контрольных животных. Однако среди этих проявлений произвольной мышечной деятельности имеется одна очень разнообразная для каждого вида организмов форма, которая обычно называется игровой деятельностью.

Эта форма деятельности, обычно повторяющая элементы поведения взрослого животного и свойственная определенному периоду онтогенетического развития организма, никогда не была предметом изучения в физиологических лабораториях. Однако, по многочисленным данным психологов и этологов, эта деятельность связана с накоплением какой-то потенциальной энергии в процессе развития молодого организма.

В нашей лаборатории А. Г. Понугаева поставила задачу разработать методику количественной характеристики игровой деятельности у грызунов, с тем чтобы заняться экспериментальным изучением этой формы деятельности. Для исследования были выбраны элементы игры-борьбы, хорошо выделяемые визуально и являющиеся типичными для этой формы активности у большинства видов мышевидных грызунов. Опыты ставились на лабораторных и серых крысах, золотистых хомячках. Изучалась продолжительность игры отдельных пар животных.

Исследования А. Г. Понугаевой показали, что сроки появления и интенсивность игровой деятельности молодняка грызунов представляют характерный видовой признак. Эта деятельность возникает на фоне снижающегося в связи с ростом животного общего обмена веществ, достигает максимума для золотистого хомяка на 32—36-й день и исчезает на 58—60-й день. У крыс она

начинается на 22—24-й день, достигает максимума на 42-й день и к 60-му дню интенсивность ее медленно снижается.

Прежние наблюдения (Слоним и др., 1960) показали, что у зрелорождающихся животных — ягнят элементы игровой деятельности (прыжки) возникают почти сразу после рождения, а стадная игровая деятельность достигает максимума к 25-му дню на фоне непрерывного снижения потребления кислорода (на г/веса).

Следует отметить, что развитие игровой деятельности в процессе постнатального развития совпадает с развитием обмена веществ, частотой пульса, величиной систолического объема (Понугаева, 1968а, 1968б). На рис. 29 показано, что нарастание уровня обмена и соответствующих вегетативных функций всегда предшествует росту интенсивности игровой деятельности животных.

Как показали исследования А. Г. Понугаевой (1968а, 1968б), между изменениями потребления кислорода, частоты пульса и минутного объема сердца (изученного прямым методом по Фику) у золотистого хомяка наблюдается значительный параллелизм, начиная с 18—22-го дня жизни. До 18-го дня жизни ото дня ко дню повышается потребление кислорода (на г веса тела) и учащается пульс. Моменту (18-й день), когда начинается снижение частоты пульса и общего газообмена, соответствует появление отсутствовавшей до того формы двигательной активности — игровой деятельности. Таким образом, между уровнем общего газообмена в покое и интенсивностью двигательной активности животного, в частности игровой деятельности, существует обратная зависимость (рис. 29).

В процессе изучения игровой деятельности был обнаружен еще ряд фактов, представляющих значительный интерес для понимания происхождения произвольной мышечной деятельности, носящей спонтанный характер. Если молодняк золотистого хомяка содержать в одиночных клетках и изолировать от себе подобных, то игровая деятельность у них совершенно отсутствует. Отсаживание таких изолированных животных в игровую клетку по двое ведет к немедленному появлению игры, продолжающейся 45—50 мин.

Если отсаживать животных не ежедневно, а через день, то продолжительность игры удваивается. Следовательно, хотя отсаживание в игровую клетку несомненно сопровождается образованием условного рефлекса на место и на партнера по игре, полная или временная изоляция не уменьшает, а усиливает эту реакцию. Мы имеем здесь дело с очень типичным для многих инстинктивных актов явлением, когда изоляция от объекта деятельности и выпадение данной формы деятельности не только не угнетает, а наоборот, стимулирует ее.

Повторное помещение животных в игровую клетку на 30 мин. с интервалами в 1 час вызывает ступенеобразное снижение игровой деятельности, не являющееся результатом суточной динамики

физиологических функций. Следовательно, повторение циклов игровой активности приводит к постепенному снижению интенсивности игры, как бы к некоторому истощению животного.

Исключение игровой деятельности из общего режима животных производилось путем изоляции особи от себе подобных — выращиванием хомячков в одиночных клетках. Такая изоляция совершенно выключает у них игровую деятельность. Если выра-

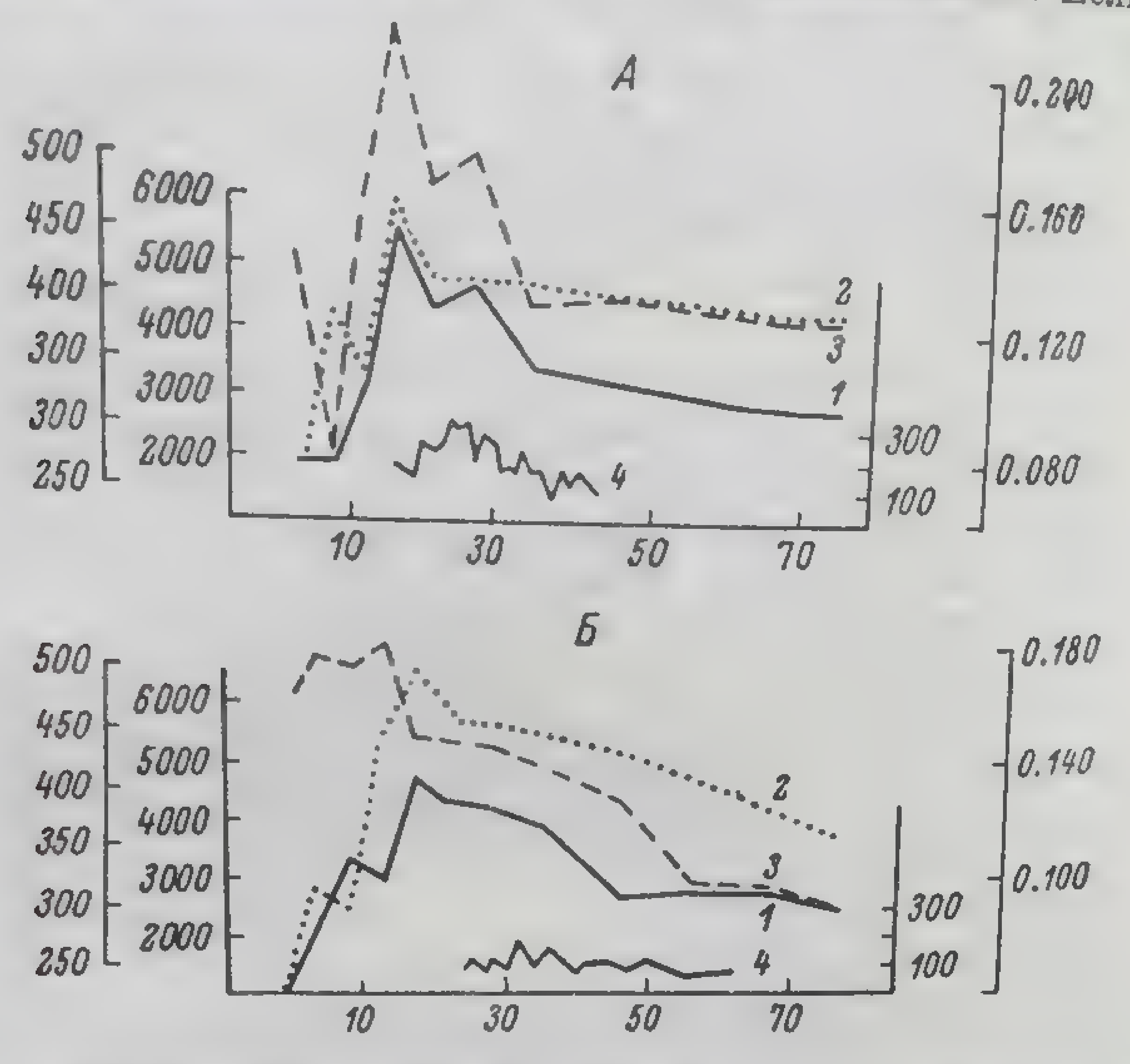


Рис. 29. Изменения физиологических функций в процессе развития и игровая деятельность у золотистого хомяка (*А*) и у белой крысы (*Б*) (по: Понугаева, 1968б).

1 — газообмен; *2* — пульс; *3* — кислородный пульс; *4* — игровая деятельность. *По оси абсцисс* — возраст, дни; *по левой оси ординат*: *слева* — частота пульса, *справа* — потребление O_2, мл/кг/час; *по правой оси ординат*: *слева* — длительность игровой деятельности, сек.; *справа* — кислородный пульс, O_2 мл/кг веса на 1 удар пульса.

щиваемых таким образом животных помещать в игровую клетку через день, то можно наблюдать резкое увеличение продолжительности игры и уменьшение латентного периода (рис. 30). Это происходит, несмотря на то что в данном случае имеет место ярко выраженная ориентировочная реакция после пересадки в другую клетку. Следовательно, выпадение специфической — игровой деятельности приводит к резкому возрастанию «потенциала». Животные как бы компенсируют период, в течение которого они не выполняли игровой деятельности. Таким образом, повторение как неспецифической, так и особенно специфической деятельности — игры приводит к угнетению этой деятельности. Наоборот, выключение игры вызывает резкое возрастание

игрового «потенциала» — «зарядку» соответствующих нервных центров.

Своеобразная зарядка центров, на которую обращают внимание современные исследователи инстинкта, возникает, по мнению И. М. Сеченова, как результат воздействия раздражителей подпороговой силы. И. М. Сеченов (1935) писал по этому поводу, что если раздражения, действующие на нервные центры, с получающимися из них импульсами не могут найти естественного выхода (в наших случаях — в движениях, — *А. С.*), то они накопляются в нервных центрах и выступают в усиленной степени, как только задержка исчезает.

Зарядка может резко повышать возбудимость центров, имеющих отношение к сложным формам деятельности, именуемым инстинктами. Эта особенность, будем ли мы ее объяснять появлением доминанты по А. А. Ухтомскому

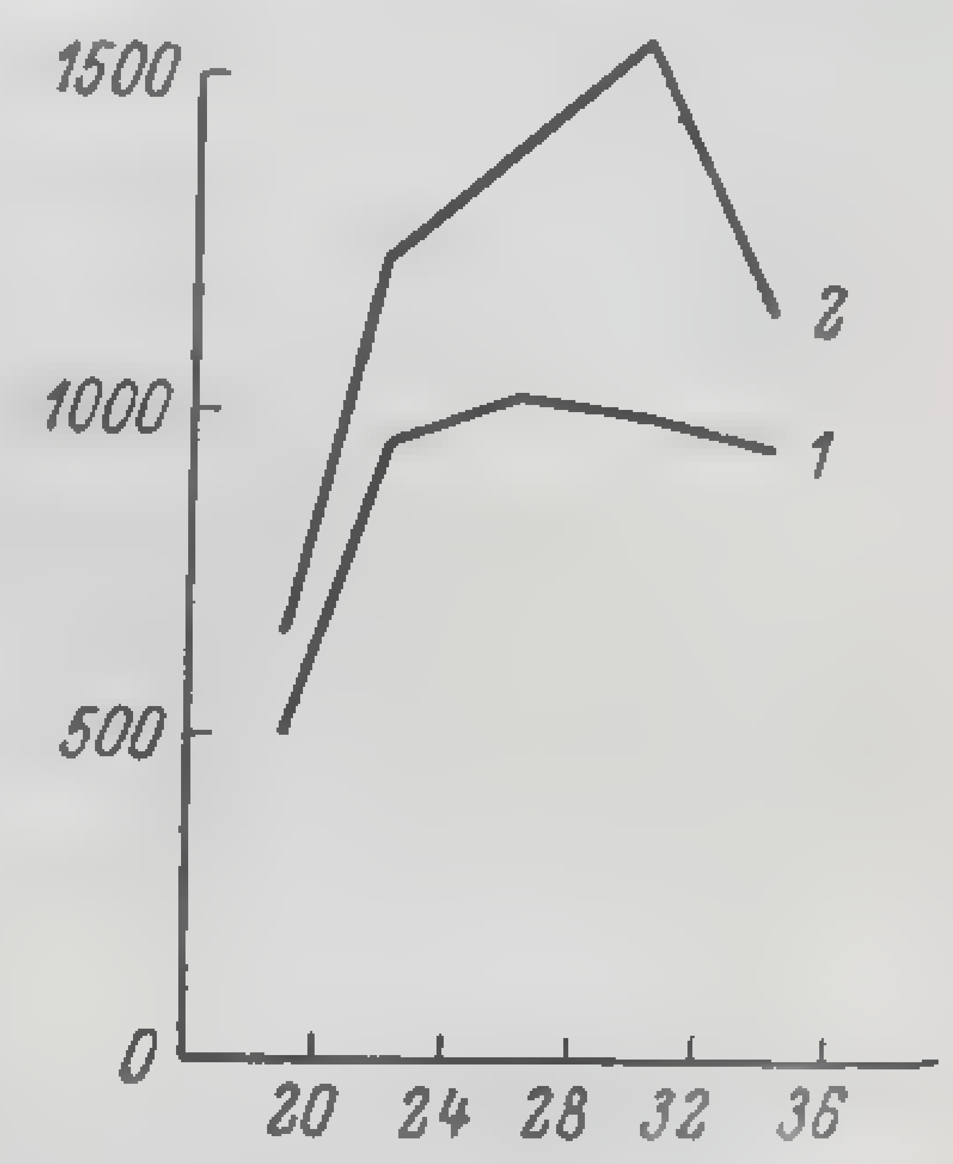


Рис. 30. Время игры у золотистого хомяка при разных режимах содержания (по: Понугаева, 1968 а).

1 — при ежедневной игре; *2* — при игре через 3 дня. *По оси абсцисс* — возраст, дни; *по оси ординат* — время, сек.

(1925) или состоянием так называемой аппетенции по Крэгу (Craig, 1918), сильно отличает многие врожденные формы поведения от безусловных рефлексов. Нетрудно заметить, что в связи с этим многие исследователи (например, Thorpe, 1956) видят в инстинкте форму деятельности, возникающей спонтанно. Это несомненно отличает понятие инстинкта от понятия безусловного рефлекса. Можно думать, что всякому инстинкту свойственна такая своеобразная способность зарядки соответствующих центров при выключении этой деятельности.

Этот взгляд можно сопоставить и с положением Крэга (Craig, 1918) об аппетентном — направленном характере инстинктивного поведения. Обращают на себя внимание факты, касающиеся того, что типичные инстинктивные акты могут быть усилены образованием соответствующих условных рефлексов или путем временного выключения инстинктивной деятельности и увеличения таким путем гипотетического потенциала.

Инстинктивная деятельность несомненно отражает состояние высокой возбудимости определенных нервных центров — возбудимости, имитирующей как бы спонтанный характер ее проявления. Эта сторона вопроса получила отражение еще в высказываниях А. А. Ухтомского (1923, 1925).

В отличие от пищедобывательной деятельности, связанной с функцией синокародитной зоны (Черниговский, 1960, 1962),

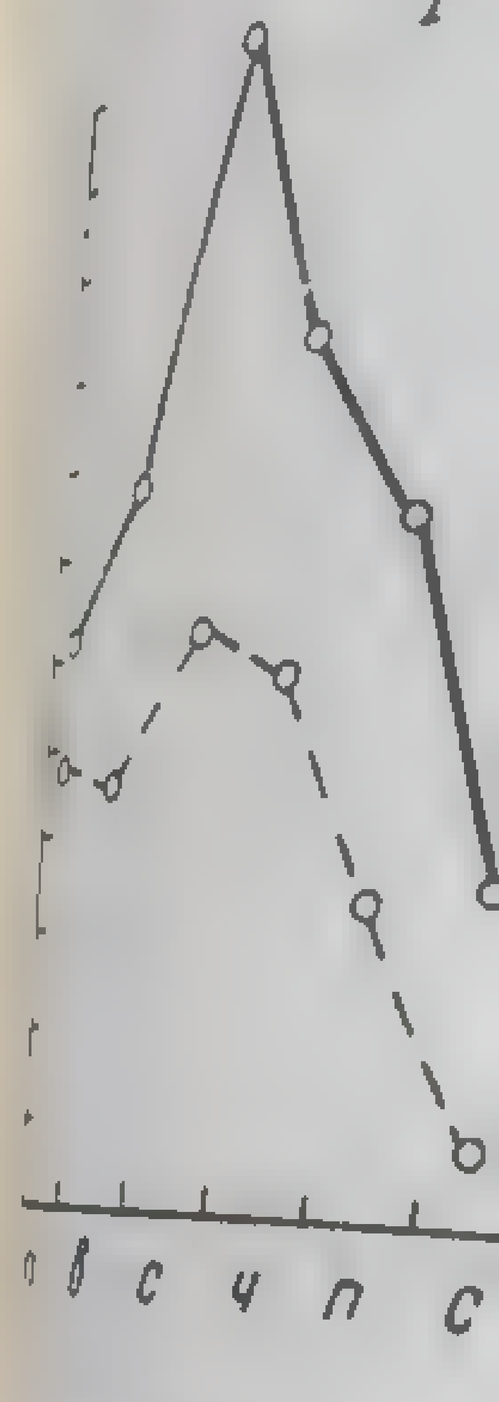
или запасания корма у хомяков при раздражении защечных мешков (Слоним, 1961; Попугаева, 1963) игровая деятельность больше всего зависит от обмена веществ, а возможно, и от наличия тонического терморегуляционного возбуждения в отдельных мышечных группах (см. ниже).

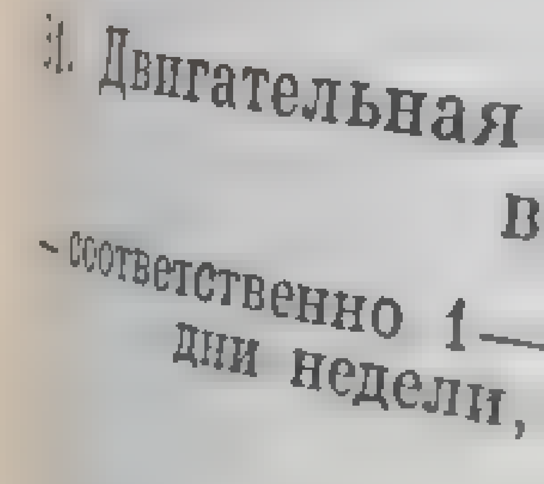
Есть все основания рассматривать игровую активность как состояние своеобразной доминанты; на значительную роль доминантных отношений в проявлении инстинкта указывал, как известно, в свое время А. А. Ухтомский (1925). Однако в отличие от классических явлений доминанты доминантные отношения при игровом поведении усиливаются в результате ограничения этой формы деятельности. Возникает вопрос, не являются ли эти особые формы активности, проявляющиеся спонтанно и включенные во многие стороны рефлекторной деятельности животного, накоплением энергетических потенциалов в связи с интенсивным развитием организма. Ведь, несомненно, развитие включает накопление как пластических, так и энергетических веществ. Можно предполагать, что процессы истощения и восстановления, а равно и процессы роста могут оказывать стимулирующее влияние на самый двигательный аппарат и на мышечную систему. Будущие исследования физиологов (а не психологов и биологов, как это было до настоящего времени) должны расширить наши знания в этой весьма важной области онтогенеза животного и человека.

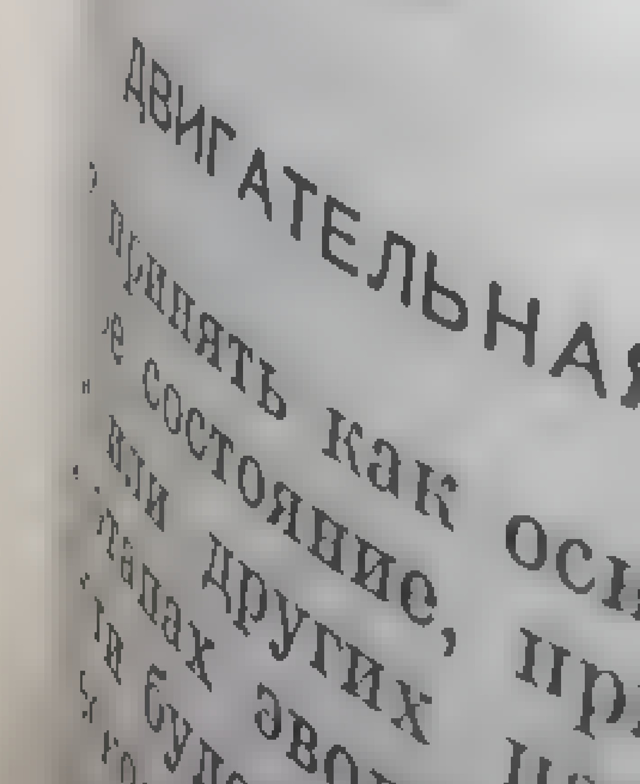
Поскольку игровая активность свойственна огромному большинству млекопитающих, закономерно возникает вопрос и о возможности экспериментального изучения этой деятельности у человека. Нас, разумеется, интересовала не сложная игра детей, включающая многие компоненты поведения, умственной деятельности и т. д. Здесь необходимо было по возможности упростить задачу, выделив из сложного комплекса игровых движений самый простой — ходьбу, бег, топанье ногами, что так характерно для детей дошкольного и младшего школьного возраста.

Если у животных исследование суммарного поведения — двигательной активности — не представляет больших трудностей, так как в основе двигательной активности их лежит ходьба или другая форма передвижения, то у человека эти трудности очевидны. Вместе с тем изучение нормальной двигательной активности человека в разные возрасты имеет огромное практическое значение для обоснования теории физического воспитания, для создания специальных двигательных режимов человека в условиях изоляции в космосе и т. д. Нам казалось уместным проведение такой работы на детях младшего школьного и дошкольного возрастов в связи с их большой подвижностью и возможностью изучить форму двигательной активности — игру. Это исследование было проведено Н. Т. Лебедевой (1969, 1971, 1973) на детях — учащихся 1-го и 2-го классов.

При помощи специального прибора-актометра изучалось общее количество движений (шагов) детей в разные дни недели, сезоны







года и при различном двигательном режиме. В среднем девочки производят за сутки (часы активности) около 12 тыс. движений, мальчики — более 14 тыс. Индивидуальные колебания очень велики и могут достигать у девочек 10—35 тыс., у мальчиков — 14—47 тыс. Тем не менее количество движений у отдельных детей представляет статистически достоверные величины, достигающие 95%. Если подсчитать путь, проходимый детьми за день,

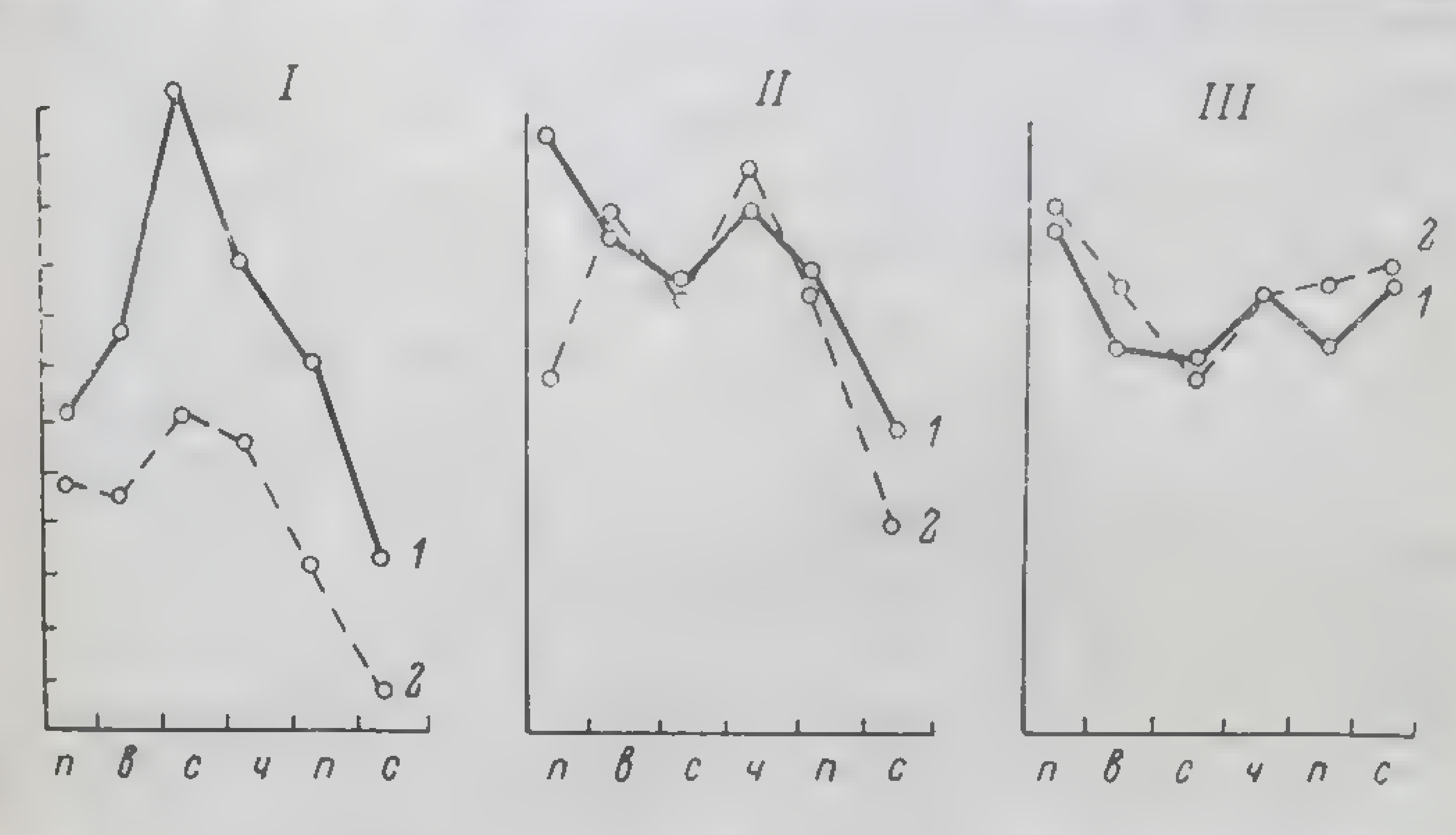


Рис. 31. Двигательная активность (за сутки) детей младшего школьного возраста (по: Лебедева, 1971).

I—III — соответственно 1—3-й классы. *1* — мальчики; *2* — девочки. *По оси абсцисс* — дни недели, *по оси ординат* — количество шагов, тыс.

то его колебания составят от 3 до 23 км. Очень интересную картину представляют недельные изменения двигательной активности в разных возрастных группах (1-й, 2-й и 3-й классы). Из рис. 31 видно, что хорошо выраженная недельная периодика в первом классе сглаживается во втором и практически исчезает в третьем. Этот факт говорит о значительных изменениях у человека природной активности — игровой деятельности, развивающейся с возрастом и приобретающей характер человеческой деятельности.

ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И УТОМЛЕНИЕ

Если принять как основной тезис, что утомление есть физиологическое состояние, призванное предохранить организм от истощения или других патологических нарушений, то, очевидно, на всех этапах эволюции животного мира ограничение работоспособности будет осуществляться различными механизмами, но биологическое значение их будет однотипным. В лаборатории Ю. В. Фольборта (Герасимов, 1958) было показано, что чем выше

уровень организации нервной системы животного, тем меньшие сдвиги истощающего характера можно наблюдать при утомлении и тем быстрее наступает восстановление. Эти зависимости следует искать и в процессе онтогенеза мышечной работоспособности. На произвольную игровую деятельность значительное влияние оказывает мышечная нагрузка и утомление. Впервые резкое уменьшение произвольной мышечной деятельности было обнаружено в нашей лаборатории М. Р. Майзелис (1953). Даже кратковременная мышечная работа уменьшала двигательную активность большой песчанки на сутки и более. Снижение мышечной активности после навязанного бега в третбане наблюдалось у разных видов грызунов (серых крыс, больших песчанок) и сопровождалось значительным снижением общего газообмена. Специальное исследование влияния навязанной мышечной работы на спонтанную деятельность (игру) было вы-

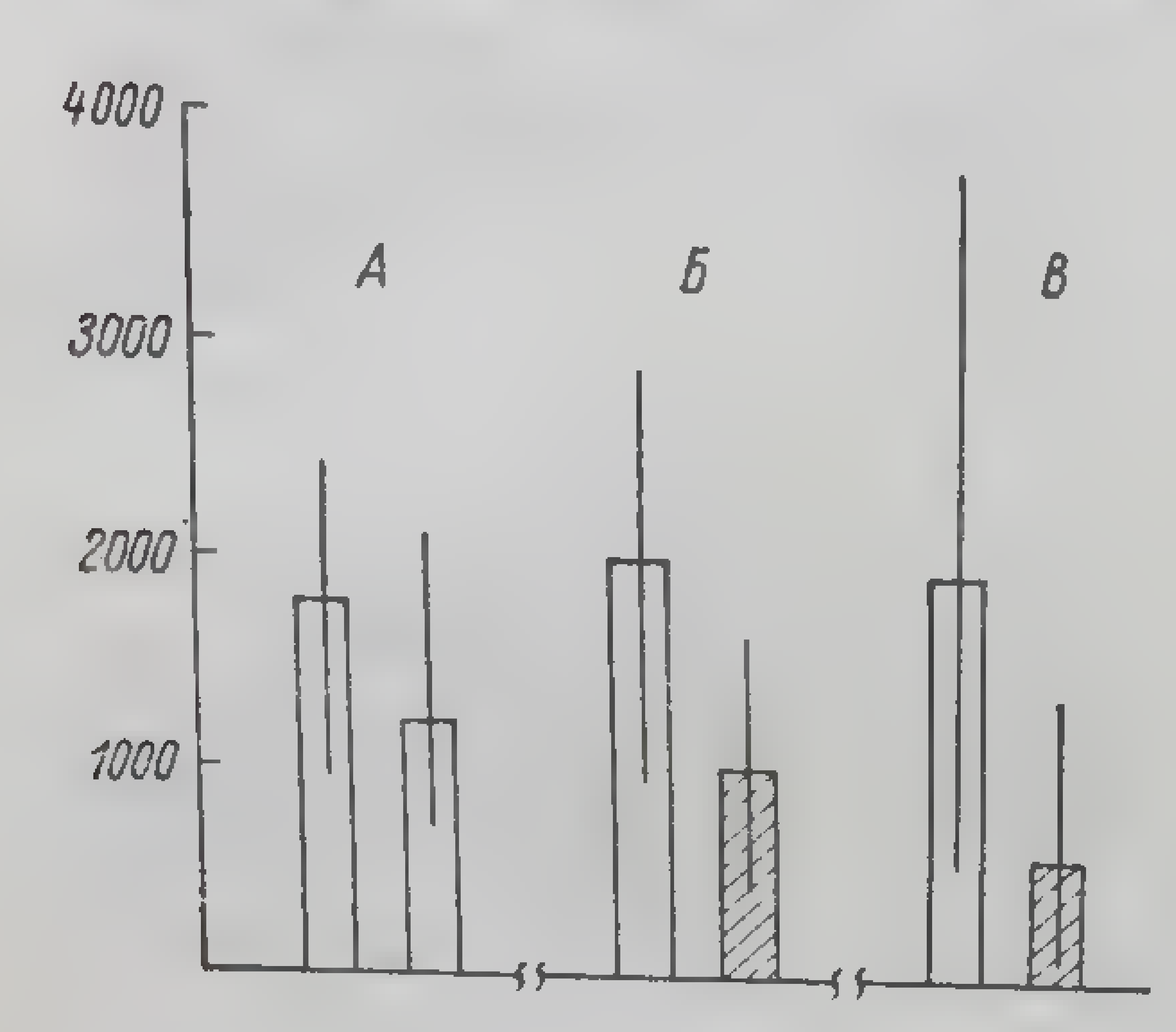


Рис. 32. Игровая активность молодняка золотистого хомяка до и после работы в третбане (по: Склярчик, 1965).

Белые столбики — до бега; *заштрихованные* — после бега. *А* — контроль; *Б* — бег 10 мин.; *В* — бег 60 мин. *По оси ординат* — длительность бега, сек.

полнено Е. Л. Склярчик (1965). В серии исследований изучалась игра золотистого хомяка до и после бега в третбане продолжительностью в 10 и 60 мин. На протяжении суток (дня) наблюдается некоторое снижение игровой активности. Оказалось, что на фоне этой падающей интенсивности кратковременная навязанная мышечная работа оказывает ничтожное влияние на игру, тогда как 60-минутная работа резко снижает игровую деятельность (рис. 32).

Влияние в известной мере форсированной мышечной деятельности на игровую активность у детей было изучено Н. Т. Лебедевой (1973). Ею были поставлены специальные опыты, в которых в отдельные дни детям предлагались различные мышечные нагрузки в виде прогулок и дополнительных уроков физкультуры. Как видно из табл. 4, введение этих дополнительных нагрузок значительно снижает спонтанную игровую деятельность детей и, наоборот, ограничение активности повышает ее. Таким образом, и у человека в детском возрасте спонтанная активность может замещаться другими мышечными нагрузками. Насколько это выражено у взрослых, покажут будущие исследования, проведение которых встречает известные методические трудности.

Таблица 4

Двигательная активность младших школьников (по: Лебедева, 1973)

Исследуемые дети	$\bar{x} \pm \int_{\bar{x}}$
	15 апреля. Повышенное количество движений
Мальчики	18.65±2.78
Девочки	20.15±1.53
	Среднее 19.51±1.53
	16 апреля. Контрольный день
Мальчики	14.47±2.07
Девочки	15.95±1.41
	Среднее 15.25±1.25
	8 апреля. Ограниченное количество движений
Мальчики	12.29±2.30
Девочки	11.72±1.60
	Среднее 11.97±1.18
	9 апреля. Контрольный день
Мальчики	18.58±1.86
Девочки	15.09±1.59
	Среднее 16.49±1.27

ФАКТОРЫ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ И ФАКУЛЬТАТИВНАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

Этот вопрос, если оставить в стороне сезонную динамику, практически очень мало изучен. Наибольшее внимание исследователи уделяли влиянию температуры среды. Такие формы деятельности, как пищедобывание, грызение, роющая деятельность, неоднократно были объектами такого изучения.

Имеется большой материал как отечественных, так и особенно иностранных исследователей, свидетельствующий о том, что у жвачных поедание корма и пастьба резко сокращаются при высоких температурах среды (Финдлей Дус, Бикли, 1958; Трайб, 1959). Некоторые исследователи даже считают, что ограничение приема пищи является наиболее важным механизмом снижения теплопродукции у жвачных, заменяющим слабо развитую у них химическую терморегуляцию.

Впервые с угнетением двигательной пищедобывательной деятельности нам пришлось столкнуться при изучении влияния кро-

вопускания у лошадей — продуцентов лечебных сывороток — в горах на средних высотах (около 2500 м над ур. м.). Лошади после кровопускания не паслись в течение суток и более. Между тем пастьба в природных условиях составляет у лошадей около 70% суточного времени.

Значительная гипоксия приводит к резкому ограничению двигательной активности у мышей, что используется как тест на устойчивость организмов к гипоксии (Klighley et al., 1968). В природных условиях ограничение пастьбы в горах наблюдал у равнинных пород овец В. Т. Иванцов (1966).

Температурные влияния на грызение были обнаружены А. И. Щегловой (1952) у большой песчанки, на роющую деятельность у ряда грызунов — А. Г. Понугаевой (1960). Существует определенный оптимум, при котором двигательная активность оказывается макси-

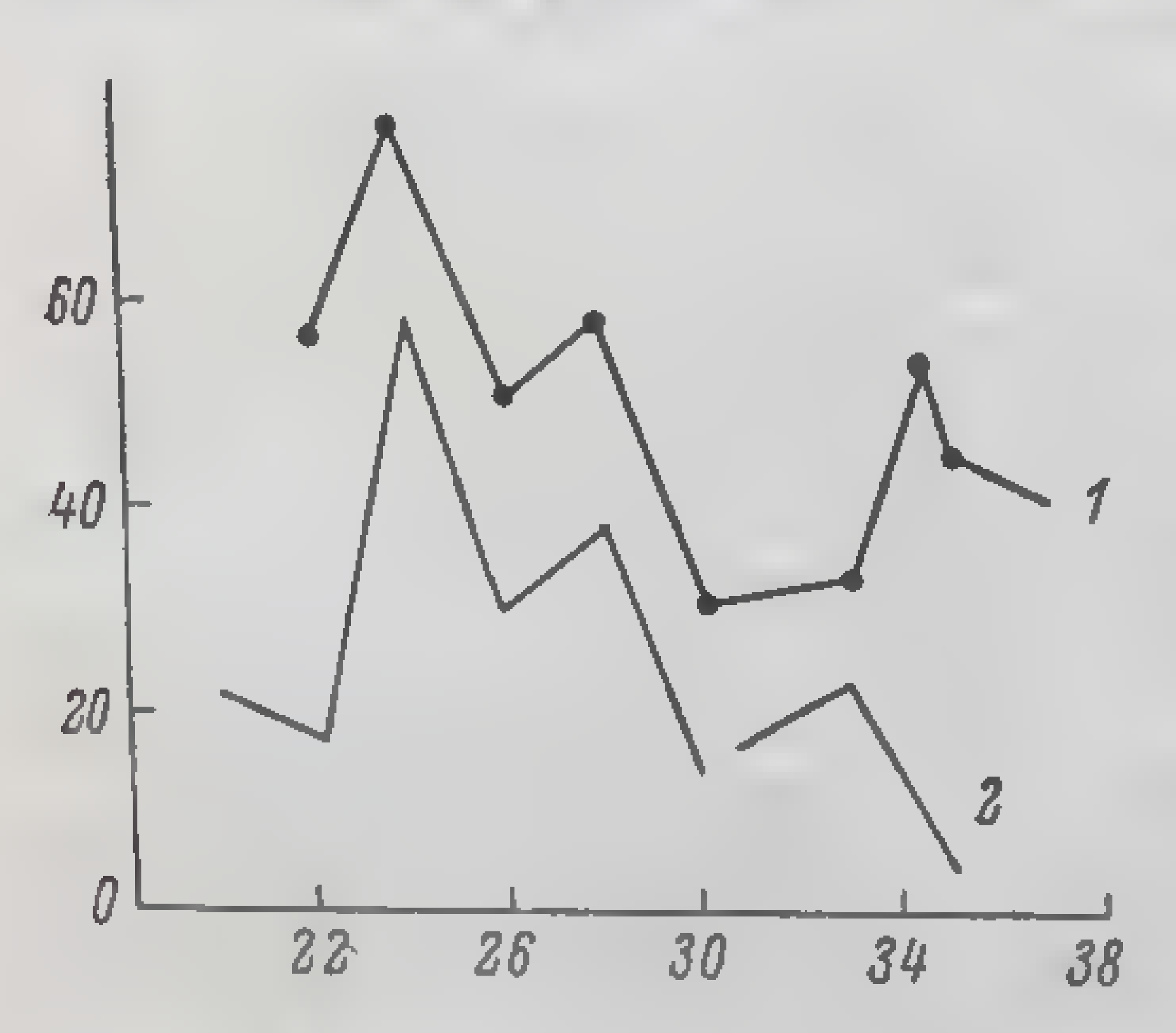


Рис. 33. Игровая деятельность молодняка золотистого хомяка, выращиваемого при разных температурах среды (по: Понугаева, 1968б).

1 — при 12°; *2* — при 25°; *по оси абсцисс* — возраст, дни; *по оси ординат* — время игры, сек.

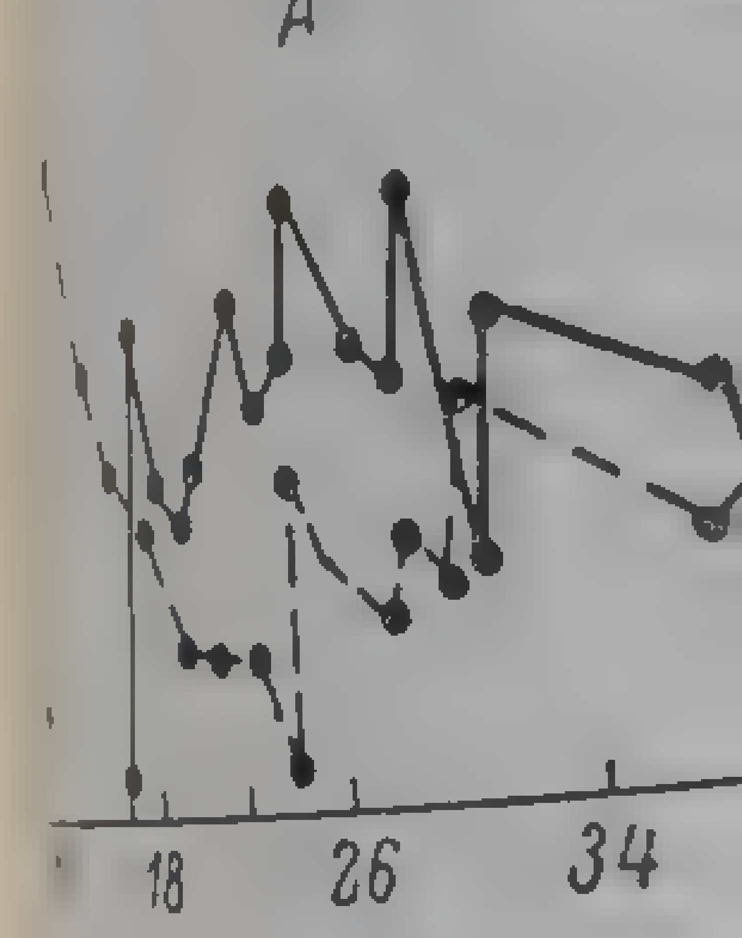
мальной. Возникает вопрос, какого рода деятельность — облигатная или факультативная — подавляется при воздействии неблагоприятных метеорологических факторов?

Разумеется, механизмы влияния на произвольную двигательную активность здесь самые различные. При гипоксии наблюдается ограничение двигательной активности всех форм в связи со снижением температуры тела, что всегда сопутствует гипоксии. В этом случае ограничение активности возникает на фоне довольно значительных изменений гомеостазиса и само ограничение предупреждает дальнейшие, уже патологические сдвиги в организме у грызунов.

В том же плане можно рассматривать и ограничение пищедобывательной — облигатной — деятельности жвачных под влиянием высокой температуры. Здесь это ограничение предупреждает перегревание.

Если выращивать золотистых хомяков при разных температурах среды — при 10—12 и 25°, то резкое уменьшение игровой деятельности наблюдается у хомяков, выращенных в тепле (рис. 33). Вес тела у этих животных также снижается, т. е. можно думать, что содержание в тепле задерживает развитие животных.

Сопоставление общедвигательных реакций с игровой деятельностью у хомяков показало, что общедвигательная реакция



сравнительно мало изменяется в процессе развития (в отличие от игровой деятельности) и мало зависит от температуры условий содержания животных (рис. 34), тогда как игровая деятельность значительно снижается (опыты с определением интенсивности игровой деятельности ставились при 20°). Одновременно с изменением продолжительности (интенсивности) отдельных приемов игры в ту же сторону сдвигаются латентные периоды и частота вступления в игру. Ректальная температура под влиянием игры либо остается без изменения, либо несколько снижается (на 0.2—0.4°). У серых крыс после игры наблюдалось снижение темпера-

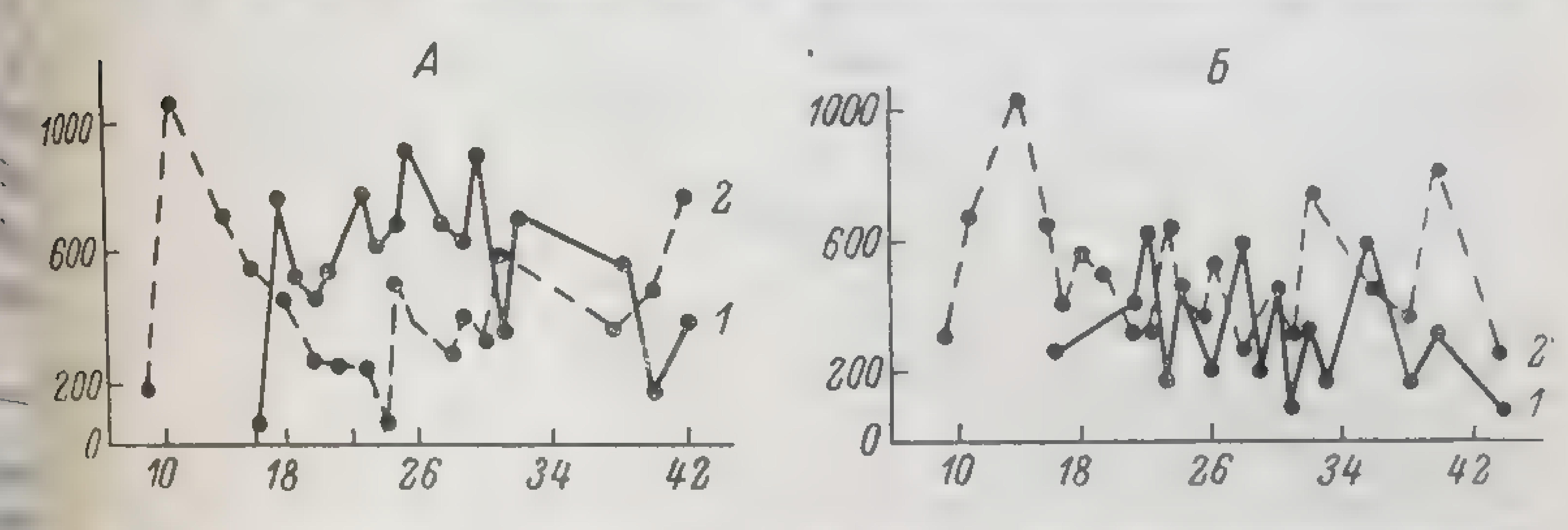


Рис. 34. Соотношение продолжительности игры и общедвигательных реакций у молодняка золотистого хомяка, выращенного при разных температурах среды (по: Понугаева, 1968б).

А — при 20°; *Б* — при 30°. *1* — игра; *2* — общедвигательная реакция. *По оси абсцисс* — дни после рождения; *по оси ординат* — число движений.

туры на 0.5°. Объяснить этот факт весьма нелегко. Можно думать, что во время игры — мышечной деятельности — происходит «выключение термостата», регулирующего температуру тела.

Следовательно, более тонкие отношения выявляются при изучении влияния повышенной температуры на игровую деятельность. Естественно, возникает вопрос, не является ли эта зависимость отражением состояния мышечной системы при разных температурах среды, заключающегося в более или менее значительном включении мышечного терморегуляционного тонуса при более низких температурах среды (Иванов, 1962а, 1962б; Иванов, Алимухамедов, 1963).

Как известно, мышечный терморегуляционный тонус может выключаться не только при повышении температуры среды и выключении химической терморегуляции, но и при возросшем теплообразовании в мускулатуре в результате разобщения между дыханием и окислительным фосфорилированием (Веселкин, 1960; Нейфах, 1960). Это послужило основанием для изучения влияния некоторых веществ, изменяющих состояние теплового баланса в организме, на игровую деятельность.

Оказалось, что при введении α-динитрофенола в дозе 0.045 мг/г веса тела наступает значительное (на 2°) повышение

температуры тела; снижение игровой деятельности наблюдается, когда температура тела возвращается к норме. Доза в 0.015 мг/г веса тела вызывает также сокращение времени игры при предварительно незначительном повышении температуры тела. В первом случае продолжительность игры сокращается в среднем на 52%, во втором — на 22%. Статистически обе величины достоверны (p=99 и p=98). В обоих случаях несколько возрастает и латентный период игры, особенно при дозе 0.045 мг/г веса тела.

Введение пирогенала в дозе 0.005 мг/г веса тела также вызывает сокращение продолжительности игры и очень небольшое повышение латентного периода. Температура тела при этом остается практически неизменной. Таким образом, как α-динитрофенол, оказывающий влияние на мышечную энергетику, так и пирогенал, влияющий главным образом на теплоотдачу, резко ограничивают игровую деятельность.

Пирогенал обладает весьма своеобразным действием на терморегуляционные центры, резко повышая их чувствительность. При этом характерно и ступенеобразное изменение реакции, как бы суммация термических раздражителей, и повышение температуры тела. Действие пирогенала в основном центральное, действие α-динитрофенола периферическое, разобщающее процессы окисления и окислительного фосфорилирования. Введение небольшой дозы аминазина (0.02 мг/г веса тела) вызывает на фоне неизменной температуры тела очень резкое сокращение продолжительности игры (на 63%) и возрастание латентного периода (почти в 5 раз — 483%). При этом, кроме ограничения игровой активности, наблюдается снижение и общей активности.

Аминазин обладает центральным действием и в большей мере вызывает гипотермический эффект, являющийся результатом значительного снижения мышечной активности (как спонтанной, так и рефлекторной). Следовательно, угнетение игровой активности возможно как при воздействии на центральные, так и на периферические звенья двигательного аппарата терморегуляции.

Таким образом, во всех случаях нарушения теплового баланса, а также избирательно при сдвигах в теплообразовании и теплоотдаче резко нарушается игровая деятельность. Применение аминазина угнетает эту деятельность, но только на фоне общего угнетения активности, в том числе и пищевого поведения. Это сказывается и на резком возрастании латентного периода при наступлении игры. Здесь на фоне общего снижения обмена веществ выпадает не облигатная деятельность — питание (так как молодняк в этих условиях развивается нормально), а факультативная, не связанная с основными жизненными потребностями организма.

Может ли повышение температуры угнетать двигательную активность? На этот вопрос отвечают исследования Е. Л. Склярчик (1965), показавшей, что при навязанной работе в третбане у кроликов отказ от работы тесно связан с повышение ректальной тем-

пературы. Таким образом, высокая температура среды может ограничивать работоспособность, т. е. двигательную активность животного. Особенно это заметно у мало тренированных к данному виду мышечной работы животных.

В этом отношении представляют интерес опыты с исследованием интенсивности игровой деятельности при разных температурах среды, произвольно выбираемых животными в приборе (термоградиент) Гертера. Оказалось, что животные, выращенные при более низкой температуре, и в приборе Гертера играют при более низкой температуре. Возможно, что здесь имеет место своеобразное импринтирование температуры среды, в которой происходит начальный период постнатального развития.

ГОМЕОСТАТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО ИЗУЧЕНИЕ

Гомеостатические реакции, направленные на поддержание постоянства внутренней среды организма, включают как вегетативные компоненты (дыхание, кровообращение, обмен веществ, секреторные процессы), так и двигательные реакции, совокупность которых, собственно, и следует называть гомеостатическим поведением. В известной мере эти реакции связаны с оборонительным поведением, так как обеспечивают уход от неблагоприятных условий и выбор оптимальных для данного организма условий среды.

Систематически гомеостатические реакции были описаны автором (Слоним, 1949, 1961, 1971), однако специальные физиологические исследования были начаты в нескольких направлениях значительно позже. В настоящее время сформировалось несколько направлений в изучении гомеостатического поведения. Эти направления следующие: а) изучение предпочитаемых условий так называемого преферендума; б) активное регулирование окружающих условий среды при помощи специальной аппаратуры и, наконец, в) изучение специальных форм деятельности, направленных на создание оптимальных условий существования в природе.

Активное регулирование животным условий среды представляет модификацию опытов с изучением инструментальных условных рефлексов. Сущность методики состоит в том, что животное (крыса, собака, обезьяна) нажимает на планку рычага, изменяя условия среды (понижая или повышая температуру, освещаемость, скорость движения воздуха и т. д.). Этот методический прием сочетается с раздражением отдельных структур мозга, изменением условий среды или направленным изменением состояния организма (адаптацией к теплу или к холоду, введением гормонов и т. д.).

Исследования, проведенные в течение последнего десятилетия, показали, что воздействие холода (Carlton, Marks, 1958; Laties,

Weiss, 1959, 1960), охлаждение преоптической области (Satinoff, 1964) и слабая гипотермия у крыс (Panuska, Popovic, 1963; Panuska, 1965) приводят к увеличению скорости нажима на планку рычага, вызывающего тепловое подкрепление. Латье и Вейс (Laties, Weiss, 1959) показали, что скорость нажима на планку для получения тепла была большей у тиреоидэктомированных и подвергнутых воздействию холода крыс, чем у экспонированных на холоде интактных животных. Инъекции трийодотиронина приводили, наоборот, к снижению скорости ответа. Более того, было показано, что реакция нажима на планку у адаптированных к холоду животных была ниже, чем у контрольных (Laties, Weiss, 1960). Сатинов (Satinoff, 1964) обнаружил, что не только местное охлаждение преоптической области термодами вызывало нажим на планку рычага с тепловым подкреплением у крыс, но также, что эти ответы могли быть интенсифицированы сочетанием местного охлаждения с экспозицией животных на холоду. В работе Пануски (Panuska, 1963) было показано, что бурундуки и суслики не нажимали на планку для получения тепла в весенний период, даже когда они подвергались воздействию холода и имели слегка пониженную температуру. В большинстве таких исследований постоянно подчеркивалось, что между временем, когда животное впервые экспонировалось на холоде, и временем, когда оно начинало нажимать на планку для получения тепла, проходил значительный период времени — латентный период. Было высказано предположение (Satinoff, 1964), что начало нажима на планку для получения тепла после латентного периода вызывалось падением центральной температуры животного до определенного критического уровня.

Однако в то время, как хомяки после зимней спячки предпочитают в T-образном лабиринте теплую среду (Gumma et al., 1967), другие зимоспящие животные с пониженной температурой тела (Panuska, 1963) не нажимают планку для получения тепла. У золотистого хомяка гипотермия в последующий период вызывала снижение предпочитаемой температуры, несмотря на восстановление нормальной температуры тела (Mitchel et al., 1970).

У незимоспящих млекопитающих — крыс — терморегуляция сильно нарушается после тяжелой длительной гипотермии — 0° за период около 1 часа (Andjus, Lovelock, 1955; South et al., 1966). Такое нарушение сопровождается изменениями локомоции, доходящими до паралича, и исследования инструментальной поведенческой терморегуляции у этих животных крайне затруднены. Между тем у зимоспящих животных подобная гипотермия вызывает лишь слабое кратковременное нарушение терморегуляции и малозаметные локомоторные затруднения, которых иногда и вовсе не бывает.

При полном восстановлении температуры тела и локомоции после гипотермии у крыс А. А. Калихман (1953) наблюдала более высокую предпочитаемую температуру (см. ниже).

Для уточнения факторов, контролирующих терморегуляционное поведение, на крысах, обученных избегать нагревания при помощи нажима на рычаг, были поставлены эксперименты, в которых время, затрачиваемое на ответ, возрастало с увеличением тепловой интенсивности. Подробно поведенческая реакция изучалась путем регистрации температуры кожи на спине в момент начала реакции и по ее окончании. В нейтральной среде (23°) поддерживался относительно стабильный уровень кожной температуры за счет изменений поведения. Аналогичный результат наблюдался также при испытаниях в тепле (32°). Эти данные указывают на наличие периферического механизма, контролирующего терморегуляционное поведение (Lipton et al., 1970). Центральные влияния на поведенческую терморегуляцию выражаются в том, что в процессе поведенческой терморегуляции температура ядра тела повышается (или понижается) в ответ на охлаждение (или нагревание) медиальной преоптической области гипоталамуса. Кратковременные термические изменения во внутренних органах обезьяны-саймири, вызываемые с помощью ректального термода, стимулируют поведенческие изменения кожной температуры таким же образом, как и соответствующие термические изменения в гипоталамусе, но эффективность их составляет всего лишь $^1/_3$ от последних. Длительное ректальное нагревание (или охлаждение), наложенное на охлаждение гипоталамуса, изменяет поведенческую терморегуляцию, понижая (или повышая) отклонение кожной температуры, что необходимо животным для достижения термического баланса. Следовательно, поведенческая реакция зависит от того, препятствует или способствует ректальная температура нормальной физиологической реакции на охлаждение гипоталамуса. С другой стороны, нагревание гипоталамуса оказывает, по-видимому, такое сильное воздействие на механизмы понижения температуры тела, что накладываемые изменения ректальной температуры не имеют дополнительного влияния на поведенческую реакцию (Adair, 1970). Следовательно, экстероцептивные влияния при температурном раздражении кожи оказывают большее влияние, чем сигналы об изменении температуры внутренних органов.

При изменениях температуры гипоталамуса обезьяны-саймири активно изменяют температуру среды в обратном направлении и на соответствующую величину. Температуры кожи и ядра тела сдвигаются в том же направлении, что и температура среды. Различные температуры, которые обезьяны должны выбрать для своей среды, позволяют обнаружить обратные функциональные зависимости между поведенческими ответами и температурой гипоталамуса (Adair, 1970). В опытах Карлайля (Carlisle, 1966) температура гипоталамуса у крысы колебалась в пределах 2.5°, а у обезьяны-саймири этот диапазон составлял 1°.

Нажим на планку для получения инфракрасного тепла в условиях холода давал меньше тепла, по мере того как окружаю-

щая температура и величина подкрепления теплом увеличивались. Получение подкрепления у обезьяны было прямо пропорционально прямому эффекту подкрепления и, таким образом, поддерживался постоянный прием тепла. Крыса же получала больше тепла при бóльших величинах подкрепления, чем при малых. Эти видовые различия представляют большой интерес, так как свидетельствуют о зависимостях поведенческой терморегуляции от величины поверхности тела. Связи между интенсивностью теплопродукции и терморегуляционным поведением были хорошо продемонстрированы на собáках в климатической камере с регулируемой температурой. Собаки имели возможность включать инфракрасный обогреватель или охлаждающий воздушный кондиционер. У нормальных собак реакция на увеличение холода или тепла была линейной. При лихорадке реакция на окружающую температуру выражалась в большем включении обогревателя и в меньшем — кондиционера. При тироксиновой нагрузке реакция была обратной. Эти наблюдения наводят на мысль, что поведение контролируется терморегуляцией и адаптируется к установочной точке температуры тела (Cabanac et al., 1970).

Сложные, хотя и хорошо детерминированные зависимости между изменениями температуры внешней среды, сдвигами температуры в гипоталамусе и произвольными поведенческими реакциями неопровержимо свидетельствуют о существовании сложных реакций, направленных на поддержание постоянства температуры тела. Эти реакции включают как врожденную основу, так и легко приобретаемые и изменяемые элементы, в том числе и поведенческие акты, связанные с научением. Эти простые по выполнению опыты связывают лабораторный эксперимент с действительными условиями существования организма. В качестве примера можно привести работу, выполненную на свиньях.

Ингрэм и Легг (Ingram, Legge, 1970) вели наблюдение за группами свиней, содержавшихся на участке, где имелись лес, пастбище и избушка с соломой. Регистрировались движение воздуха, радиационная температура, температура по сухому термометру и осадки. Свиньи начинали искать укрытие и сбиваться вместе в избушке после падения окружающей температуры ниже +5°, хотя в лаборатории обмен веществ повышается у них при температуре ниже +25°. Изучение поведения показывает, что в условиях ниже +25° у свиней наблюдается положительная поведенческая реакция, когда подкреплением является радиационное тепло. У животных отмечалось стремление проводить бóльшую часть времени на участке с наименьшим движением воздуха. Это совпадает с лабораторными наблюдениями о том, что свиньи избегают района действия вентилятора.

Значительные исследования в области поведенческой терморегуляции сельскохозяйственных животных проведены Н. А. Конюховым (1956, 1957) в условиях Южного Казахстана. Здесь были установлены зависимости между метеорологическими фак-

торами и поведением животных на пастбище. Высокая температура оказывает угнетающее влияние на акт пастьбы. При этом длительность отдельных элементов пастьбы, например количество щипков в единицу времени, остается постоянной.

Имеются многочисленные факты, свидетельствующие о наличии поведенческой терморегуляции, связанной с теплоощущением и у человека. В качестве примера можно указать на исследование французских физиологов Кабанака и др. (Cabanac et al., 1972). Здоровых мужчин помещали в ванну с перемешивающейся водой, в которой поддерживалось пять постоянных температур: 23, 28, 33, 38 и 40°. Температура ванны выбиралась экспериментатором и при этом регистрировалась температура пищевода; на левую руку испытуемого надевалась перчатка, через которую пропускался постоянный ток воды. Рука находилась вне ванны. Температура в перчатке регулировалась произвольно правой рукой, помещаемой также за пределами ванны. Испытуемый мог получить в перчатке любую температуру — от +15 до +45°. Испытуемым предлагалось выбирать наиболее приятную для них температуру. Результаты показали, что приятное термическое ощущение зависит больше всего от температуры внутренних органов. При постоянной температуре ванны испытуемые с повышенной температурой тела выбирали холодную температуру в перчатке, а с пониженной — теплую. Между температурой внутренних органов и температурой в перчатке всегда существовала обратная линейная зависимость, но при этом имела значение и средняя температура кожи, вычисленная по температуре ванны.

Этот пример показывает, что стимулы поведенческой терморегуляции, т. е. направленные на поддержание температурного гомеостаза двигательные акты, зависят от раздражения как внешних, так и внутренних анализаторов — сенсорных систем. Роль каждой из этих систем еще изучена совершенно недостаточно и изложенные факты являются, несмотря на более чем десятилетний опыт работы многих исследователей, еще первыми шагами на этом пути.

Вторым направлением гомеостатического поведения в связи с температурой среды является определение предпочитаемой температуры или термопреферендума. По существу между этими направлениями исследований нет принципиальной разницы. Все дело заключается в различии методики, в разной степени включающей элемент научения, т. е. пользование определенными приемами регулирования поступления тепла или холода.

Свое начало метод термопреферендума берет от известных опытов Гертера (Herter, 1936), сущность которых заключается в произвольном выборе животным определенной температурной зоны. Животные, помещенные в термоградиент-прибор, выбирают известную температурную зону и остаются в ней определенное время. Само определение предпочитаемой температуры в термоградиент-приборе производится у спокойно сидящих животных,

и эта предпочитаемая температура практически предусматривает полный мышечный покой животного.

Работы Гертера (Herter, 1952), а также некоторых других исследователей (Bassino, 1935; Калабухов, 1939; Bodenheimer, 1941; Щеглова, 1952; Башенина, 1953, и др.) показали, что для каждого вида организмов в определенном физиологическом состоянии (например, при беременности) наблюдается определенная предпочитаемая температура среды. Уровень предпочитаемой температуры зависит от многих факторов, в том числе и от температурных условий обитания животных в природе.

По данным Гертера (Herter, 1952), видовые особенности предпочитаемой температуры совершенно не зависят от содержания животных в неволе, не зависят от пола животных. Рождение в неволе также не меняет этого признака.

Гертер не обнаружил сезонных изменений предпочитаемой температуры у мышей, а также у представителей этого вида, выловленных из разных районов ГДР и ФРГ. Такая стабильность предпочитаемой температуры (по Гертеру) позволяет считать эту особенность реакции животных на внешнюю среду важнейшим таксономическим признаком.

Экологические зависимости предпочитаемой температуры прослеживаются (по данным Гертера) весьма слабо. Например, очень высокая предпочитаемая температура у всех исследованных видов рукокрылых не может быть объяснена условиями их существования как типичных гетеротермных организмов. У насекомоядных предпочитаемая температура занимает узкий предел — от +33.5 до +36.5°.

Среди грызунов наиболее низкая предпочитаемая температура наблюдается у хомяка — *Cricetus cricetus* (29.6°) и водяной крысы — *Arvicola terrestris* (28.5°). Последнее вполне объяснимо, так как это животное является водным организмом с хорошей тепловой изоляцией и избегает высоких температур в воздушной среде. Относительно низкие предпочитаемые температуры наблюдаются у обыкновенного суслика — *Citellus citellus* (30.5°), малого суслика — *C. pygmaeus* (30.5°), пашенной полевки — *Pitymys güntheri* (30.9°), гребенщиковой песчанки — *Meriones tamariscinus* (30.8°).

Перечисленные виды грызунов населяют совершенно различные области, как более северные, так и более южные, однако все они имеют одинаковую и притом очень низкую предпочитаемую температуру. В более поздних исследованиях, проведенных на лабораторных белых мышах и трех видах диких мышей рода *Peromyscus*, были установлены более определенные экологические зависимости. Все исследованные животные содержались в условиях постоянной температуры. Термопреферендум был изучен при температуре от +5 до +45°.

Белоногие оленьи мыши (*P. leucopus noveboracensis*) и лабораторные мыши выбирали наивысшую температуру и имели наимень-

шую вариабельность в реакции выбора (32.4±1.3°; 31.8±2.5°), тогда как лесные оленьи мыши (*P. maniculatus gracilis*) и луговые оленьи мыши (*P. maniculatus bairdi*) выбирали наименьшую среднюю температуру и имели наибольшую вариабельность в ответах (29.1±4.7°; 25.8±5.2°).

Авторы считают, что полученные различия обусловлены экологическими условиями существования сравниваемых видов (Ogilvie, Stinson, 1966).

Предпочитаемая температура, изучаемая в термоградиент-приборе (по Гертеру), подвержена значительным колебаниям не только у представителей одного и того же вида, но и у одной и той же особи в разных физиологических состояниях. По данным А. И. Щегловой (1952), температурный оптимум у беременных песчанок повышался в первую половину беременности. Н. В. Башенина (1953) приводит данные, указывающие на изменение предпочитаемой температуры после пребывания особи в условиях различной температуры среды. Поэтому едва ли всегда можно говорить о предпочитаемой температуре как о четко выраженной видовой характеристике или таксономическом признаке (Калабухов, 1939, 1950).

Особенно важно в этом отношении рассмотрение географической изменчивости предпочитаемой температуры как критерия отношения данных популяций одного и того же вида к температурам внешней среды. Эта зависимость установлена Н. И. Калабуховым (1939, 1950) для лесной и желтогорлой мыши. Н. В. Башенина (1953), подтверждая эту точку зрения, указывает на большое значение (для исследованной ею обыкновенной полевки) микроклиматических условий (приземного слоя воздуха, снежного покрова, температуры в норах).

Зависимость между предпочитаемой температурой и особенностями терморегуляции у некоторых видов грызунов и в различные сезоны явилась предметом большой работы Н. И. Калабухова (1957). Автор рассматривает зависимости между предпочитаемой температурой и температурой критической точки обмена веществ, температурой тела, содержанием гемоглобина и лейкоцитов. Обнаруживаемые при этом закономерности не всегда ясны. Наибольшие зависимости между температурой критической точки и термопреферендумом наблюдаются у песчанок — большой, краснохвостой, полуденной, гребенщиковой. Например, зимой между температурой критической точки, когда наблюдается самый низкий уровень теплопродукции, и предпочитаемой температурой диапазон оказывается меньшим, чем летом. Есть все основания согласиться с Н. И. Калабуховым в том, что в разные сезоны при разных температурах в норах предпочитаемая температура — как менее подвижная — и температура критической точки находятся в различных соотношениях.

Предпочитаемая температура значительно изменяется в процессе постнатального онтогенеза. В опытах Иди и Огильви (Eedy,

Ogilvie, 1970) изучался температурный преферендум у молодняка белой мыши (*Mus musculus*) и монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*). В раннем возрасте температурный преферендум был у обоих видов высоким — около 37.9°. Он понижался с различной скоростью и достиг уровня 30.1° взрослых животных у мышей в возрасте 5 недель, а у песчанок в 12-недельном возрасте, что у обоих видов совпадает с достижением половой зрелости. Сопоставление интенсивности метаболизма у белых мышей различного возраста позволяет предположить, что устойчивый уровень теплопродукции, предпочитаемой температуры взрослого организма достигается примерно в этом же возрасте.

Предпочитаемая температура может изучаться не только в состоянии покоя, но и при различных формах деятельности животных. В нашей лаборатории А. Г. Понугаевой изучалась предпочитаемая температура во время игры у молодняка золотистого хомяка. Оказалось, что игра всегда происходит в зоне более низкой температуры, нежели последующий отдых и сон. Следовательно, более высокая теплопродукция приводит к снижению предпочитаемой температуры среды. Известны факты, что гнездостроительная деятельность крыс происходит в зоне более низкой температуры, нежели пребывание самих животных (самок) в покое. Этот факт указывает на своеобразную направленность этой формы деятельности, обеспечивающей развитие молодняка. По данным Джелинео (1959), скорость развития молодняка у крыс возрастает при более низкой температуре среды.

Интересные данные о взаимоотношениях между отдельными формами деятельности под влиянием температуры среды были получены при изучении американской белоногой мыши (*Peromyscus leucopus*), у которой регистрировались потребление воды и пищи, а также гнездостроительная деятельность. Наименьший прием калорий наблюдался при 30° (73.55 ± 9.56 ккал./100 г/день); он линейно возрастал до максимума 160.92 ± 23.63 при 7°. Потребление воды было наименьшим при 25° (20.64 ± 2.52%/вес тела/день); оно возрастало как при более высоких, так и при более низких температурах. Хотя общая активность была высшей между 20 и 25°, поведение, связанное с гнездостроением, было активным при 30°, достигало максимума при 20° и оставалось примерно на том же уровне по мере того, как температура понижалась.

Большой материал посвящен влиянию температуры среды на различные формы деятельности животных. Основные факты здесь касаются пищевого поведения и особенно пищедобывательного. Большое значение имеет ограничение приема пищи при высоких температурах среды у сельскохозяйственных животных (крупный рогатый скот, лошади) и отчасти у овец (Трайб, 1959; Hafez, 1969). Здесь поведенческие реакции в значительной мере замещают вегетативные реакции терморегуляции (изменения обмена веществ, сосудистой реакции, потоотделения), иногда слабо разви-

тые у этих животных и не обеспечивающие поддержания постоянства температуры тела.

Интенсивность некоторых форм деятельности животных может резко изменяться в зависимости от температуры среды. Так, например, интенсивность запасания корма гребенщиковой песчанкой при смене температур среды с 25 до 8—6° возросла в 10 раз (Ольнянская, Щеглова, 1971). С другой стороны, роющая деятельность большой песчанки резко возрастает при повышении температуры, что направлено на уход от раздражителя в нору (Щеглова, Смирнов, 1963).

Таким образом, зависимости интенсивности деятельности животных складываются из общей «экономии» энергетических затрат при повышении температуры среды и стимулирования или торможения специфических реакций, направленных на сохранение температурного гомеостаза.

Большое значение в поддержании температуры тела животных имеет так называемая «коллективная терморегуляция». Это явление было впервые описано Хиллами (Hill, Hill, 1913), а затем изучено в терморегуляционном и поведенческом аспектах в нашей лаборатории (Слоним, Щербакова, 1949; Попугаева, 1960; Ольнянская, Щеглова, 1971; Шепелева, 1971б).

В основе этого поведенческого механизма поддержания температуры тела лежит способность животных собираться в группы и тем самым уменьшать поверхность тела, т. е. ограничивать потери тепла. Эти поведенческие акты особенно хорошо выражены в покое, например во время ночного сна обезьян в вольере. При этом наблюдалась линейная зависимость между температурой среды и количеством обезьян в группе во время сна. Подобные явления были подтверждены на многих видах млекопитающих (щенках, свиньях — Hafez, 1969; моржах — Fay, Carleton, 1968), некоторых птицах (Шилов, 1968, и др). Возникновение и развитие этой формы поведения тесно связано с так называемой «социализацией поведения» (см. с. 68—86).

ЭНЕРГЕТИКА СПОНТАННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Прямая энергетическая оценка двигательной активности, и в частности спонтанного поведения, представляет значительные трудности. Однако использование небольших респирационных пневматических камер позволяет регистрировать изменения газообмена за сравнительно короткие отрезки времени. С другой стороны, разработанная А. Г. Попугаевой (1968а, 1968б) методика регистрации интенсивности игровой деятельности позволила сопоставить эти величины.

Предположения о значении энергетики движения в формировании и стимулировании мышечной спонтанной деятельности высказывались неоднократно. Так, Эйбл-Эбесфелдт (Eibl-Eibesfeldt, 1950) выдвинул теорию игры, где игра рассматривается как про-

цесс сбрасывания энергии, накапливающейся в организме в определенный период развития животного. Теоретические представления об избыточно накапливающейся энергии высказаны также Армстронгом (Armstrong 1947, 1950) в связи с инстинктивной деятельностью животных.

В опытах А. Г. Понугаевой первой задачей было установление наличия взаимозаменяемости в двигательной деятельности животного, т. е. выяснение того, может ли спонтанная деятельность — игра — замещаться другими формами деятельности — спонтанными или рефлекторными. Хронометражные наблюдения над временем протекания игровой, умывательной и чесательной деятельности (рефлексов) показали, что в условиях одиночного содержания (изоляции), когда игровая деятельность у золотистого хомяка полностью исключена, резко возрастает время, затрачиваемое на облизывание и чесание (табл. 5). Уже из этого

Таблица 5

Время, затрачиваемое на умывательный и чесательный рефлексы играющими животными в группе и животными, изолированными от себе подобных (по: Понугаева, 1965)

Помет	Дни жизни	В группе	У изолированной особи
		в % от общей длительности опыта	
1	20—28	4.5±1.2	14.7±1.6
2	19—39	9.3±1.1	19.5±1.9
3	29—48	3.8±0.8	23.0±1.0

Примечание. Во всех случаях p=99.

факта можно сделать вывод, что одна форма деятельности может замещать другую в общем энергетическом балансе организма. Однако для окончательного утверждения этого факта необходимо было изучить энергетические затраты при этих двух формах деятельности. Оказалось, что несмотря на огромные различия в соотношениях форм поведения, газообмен у изолированных и играющих животных был практически одинаковым (табл. 6). Следовательно, имеется полное энергетическое равенство в стоимости спонтанной и замещающей ее формах двигательной активности.

Нам представляется такой путь исследования весьма перспективным, так как он позволит сравнить различные элементы поведения и при этом рассчитать общую энергетическую потребность организма не только по валовому ее итогу, но и подсчитать количественную роль облигатной и факультативной деятельности организма. Это в свою очередь позволит выявить такие формы поведения, которые в разной степени отражают «нужды тела».

Таблица 6

Газообмен у играющих золотистых хомяков в группе и у изолированных при свободной побежке (по: Понугаева, 1965)

Помет	Дни жизни	Пол	Потребление кислорода, мл/кг/час	
			в группе из 3 особей	у изолированной особи
1	18—36	Самки	3176±194	3526±370
2	18—36	Самцы	3176±88	3115±68
3	20—39	2 самца, 1 самка	3983±235	3576±87
4	24—51	Самки	3252±25	3222±27
5	23—50	Самцы	3282±29	3462±25

Примечание. Во всех случаях различия недостоверны.

ЭНЕРГЕТИКА СТАДНЫХ И ПОПУЛЯЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ

Интерес к физиологической оценке стадных и популяционных отношений животных в природе значительно возрос за последнее время в связи с проблемами, поставленными Международной биологической программой (МБП), — изучением энергетики живых существ на разном уровне биологической продуктивности отдельных экосистем и биоценозов. Эти сами по себе далекие от задач экологической физиологии проблемы, однако, решаются не только в естественных условиях обитания животных, но и требуют для выявления значения отдельных биотических и абиотических факторов среды создания экспериментальных условий — отсюда метод исследования экспериментальных популяций, получивший широкое распространение для анализа главным образом внутривидовых отношений, возникающих на разных стадиях формирования и существования популяций животных.

Первым этапом исследования такого рода внутривидовых взаимоотношений животных было изучение изменений газообмена при помещении (экспозиции) нескольких особей в группу. Как правило, при этом наблюдалось понижение общего газообмена. Впервые факт такого рода, как было указано выше, был установлен Хиллами (Hill, Hill, 1913) и затем неоднократно был подтвержден на млекопитающих (Попугаева, 1949, 1960; Gebczinski, 1969; Myrcha, 1969, и др.), на рыбах (Штефан, 1958; Григорьева, 1966), на беспозвоночных (Ивлева, 1960; Healey, 1967; Mason, 1971). При этом обнаружилось, что понижение газообмена у гомойтермных организмов нельзя объяснить только ограничением потерь тепла в группе, так как наибольший эффект снижения газообмена наблюдается у организмов, ведущих стадный или ко-

лониальнный образ жизни. Большое количестве исследований проведено на искусственных популяциях в связи с изучением эндокринного статуса животных и функции размножения (Christian, 1955, 1956, 1959, 1963; Науменко и др., 1971). Ряд исследований посвящен изменениям эндокринного статуса и поведения у животных, содержащихся в условиях изоляции. Так, отмечены изменения реакции на фармакологические и токсикологические агенты (Уждавини, 1970; Baer, 1971). Резко возрастает агрессивное поведение у лабораторных мышей (Garattini et al., 1969). Отмечено влияние на гипофизарно-надпочечниковую систему (Попова и др., 1970); функцию коры надпочечников (Старыгин, 1970). Все это составляет предмет изучения бурно развивающейся области — популяционной физиологии.

Однако до настоящего времени почти отсутствуют данные об энергетической характеристике поведения животных и отдельных популяций в естественных условиях жизни. Это объясняется трудностью постановки эксперимента и трудностью сопоставления элементов деятельности с энергетическим на нее расходом. Тем не менее в настоящее время имеется уже достаточно данных о характеристике поведения в искусственных популяциях, создаваемых в отдельных клетках при экспериментальном изучении размножения организмов. Такой материал собран главным образом на грызунах, как лабораторных (крысы, мыши), так и на диких (полевки) (Petrusewicz, 1957; Christian, 1959, и мн. др.). Изучение такого экспериментального населения (популяции) организмов позволяет выявить весьма важные в природе взаимоотношения между организмами и установить закономерности формирования поведения внутри популяций. При этом обнаружены такие взаимоотношения, как иерархия, оказывающая влияние не только на двигательную активность и отдельные формы поведения, но и на гормональный статус животного, интенсивность процесса размножения.

Опыты с изучением энергетической характеристики популяций грызунов в динамике формирования популяций были поставлены В. К. Шепелевой (1971в). У экспериментальных популяций, состоящих из 6 самок и 3 самцов и помещенных в большую клетку, где они могли постоянно жить и размножаться, изучался общий газообмен за сутки и за 12 час. как в дневное, так и в ночное время. Как известно, такие экспериментальные популяции проходят в своем развитии несколько стадий, характеризующихся изменениями поведения. Эти стадии следующие:

1) ориентировочная реакция, при прохождении которой животные обследуют новую клетку, друг друга, подстилку, корм и прочее;

2) установление иерархии между особями с частыми драками, расселение особей по площади клетки, устройство убежищ из сена и ваты, запасание корма;

3) размножение;

4) стабилизация отношений между особями, т. е. окончание освоения территории и размещение по площади клетки с установлением иерархии;

5) зимнее, несколько угнетенное состояние особей с прекращением размножения.

В качестве экспериментальных объектов служили представители трех видов диких грызунов с разной экологической специа-

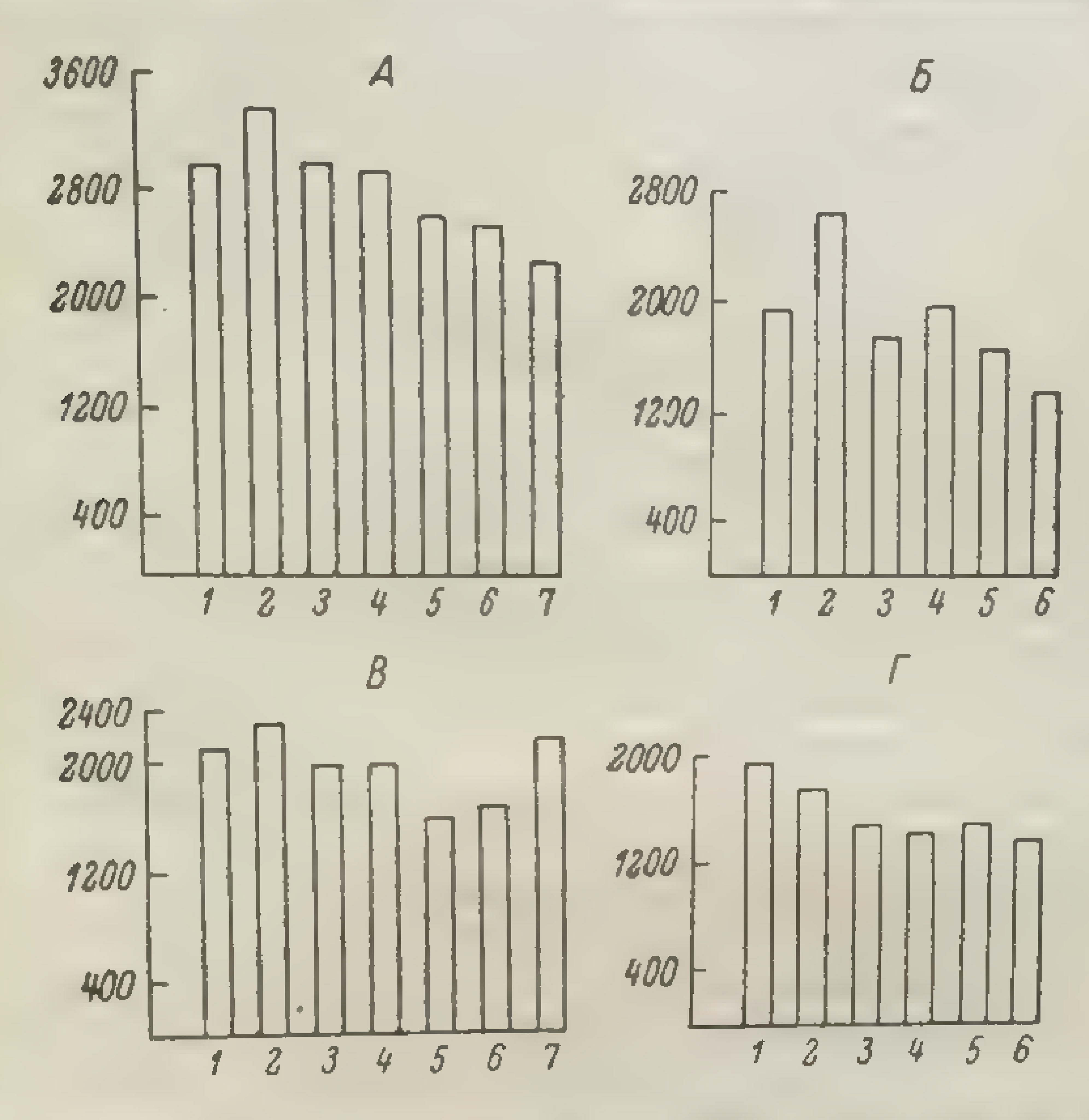


Рис. 35. Газообмен у грызунов на разных стадиях формирования экспериментальных популяций (по: Шепелева, 1971в).

А — степная пеструшка; *Б* — желтая пеструшка; *В* — джунгарский хомячок; *Г* — монгольская песчанка. *По оси абсцисс* — стадии развития; *по оси ординат* — потребление кислорода, мл/кг/час.

лизацией: 1) джунгарский хомячок, ведущий одиночно-семейный образ жизни, деятельный преимущественно в вечерние и ночные часы суток, зимой впадающий в спячку; 2) степная и желтая пеструшки — типичные представители полевок, колониальные формы со смешанным суточным ритмом активности; 3) монгольская песчанка — семейно-колониальная форма, активная утром и днем, легко возбудима, с чрезвычайно быстрыми движениями, бегом и прыжками.

Грызуны жили в специальных экспериментальных клетках и для определения газообмена помещались в герметическую камеру с колпаком из органического стекла. Условия окружающей среды были относительно стабильными.

Производился расчет потребления кислорода (в мл/кг веса животных в час), брались средние данные за 24 часа. Динамика популяции и соответствующие ей изменения газообмена представляются в следующем виде: наиболее высокий обмен наблюдается в стадии ориентировочной реакции и особенно в стадии организации популяции. Это связано как с двигательным поведением, так и со стрессирующими факторами. Далее наступает стабилизация популяции и более или менее выраженная картина зимнего угнетения жизнедеятельности. У животных с разной степенью возбудимости соотношение энергетического обмена в отдельных стадиях может быть смещено. У степной пеструшки наблюдалось и размножение. Однако эта стадия не сопровождается значительным повышением энергетических затрат (рис. 35).

Приводя эти пока еще немногочисленные данные, мы хотели бы отметить большую перспективность такого метода исследования для решения проблем оценки физиологического состояния, расселения и состояния популяций в природе. Разумеется, здесь остается простор для проведения специальных эндокринологических исследований, а также исследований реакций организмов на разные факторы среды на популяционном уровне. Популяционный уровень исследования включает не только оценку отдельных особей, но и ту поведенческую основу, которую составляют стадии развития популяций. Этот метод, широко распространяющийся в США и Польше, еще почти не использован отечественными исследователями.

О РОЛИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ И ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ В ПОДДЕРЖАНИИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Весь изложенный материал неопровержимо свидетельствует о существующем в природе закономерном распределении двигательной активности, связанной или не связанной с определенными «нуждами тела». Вместе с тем имеются представления о том, что изменения внутренней среды, и в частности содержания метаболитов и гормонов, могут вызывать возбуждение ретикулярной формации и тем самым стимулировать как моторные нейроны, так и сенсорные системы организма. Так можно понимать неспецифический компонент двигательной активности, уже давно называемый многими исследователями аппетентным или аверсивным поведением и аппетентной фазой реакции. В качестве примера можно привести известные, чередующиеся через каждые 3 часа пищевые поиски у крыс (Richter, 1927). Уже давно Крэгом (Craig, 1918) описано состояние «мышечного напряжения», которое может характеризовать состояние готовности животного к деятельности.

По данным Делла (Dell, 1958), действие углекислоты на дыхательный центр сопровождается возбуждением его ритмической

активности не только рефлекторно — путем воздействия на каротидную зону, но и автоматически, через бульбарные механизмы. В то же время возбуждается и мезенцефалическая часть ретикулярной формации. Последняя также возбуждается рефлекторным воздействием метаболитов, образующихся в условиях гипоксии. Возникает гипервентиляция и «борьба за воздух», сопровождающаяся общим возбуждением животного. Так можно себе представить внутреннюю стимуляцию деятельности животного — стимуляцию, вызванную сдвигами во внутренней среде.

Для случая спонтанного возбуждения животного при осуществлении многих врожденных актов значение этой схемы сильно ограничено, так как она не может объяснить удивительного факта накопления потенциальной энергии, обеспечивающей возрастание активности после бездействия.

Для игровой деятельности опыты с блокированием ретикулярной формации аминазином показали, что малые его дозы, не снижающие температуры тела, могут вызвать прекращение или резкое сокращение игровой деятельности. При этом животные не теряют обычной подвижности и могут принимать пищу. Подавляется игровая деятельность золотистых хомяков и введением малых доз α-динитрофенола, вызывающего нарушение обмена веществ в скелетной мускулатуре — разобщение дыхания и окислительного фосфорилирования. Введение пирогенала, уменьшающего теплоотдачу и не оказывающего влияния на обмен веществ, не изменяет игровой деятельности. Следовательно, для осуществления этой деятельности необходимы как нормальное состояние активирующих систем мозга, так и состояние периферического двигательного аппарата.

Можно предположить, что для осуществления факультативной двигательной деятельности необходимо образование соответствующих условных рефлексов на обстановку, время активности и на партнера (для случая игры). Роль условнорефлекторного компонента в поддержании этой части двигательной активности очень велика. Особенно велико значение при этом условных рефлексов на время, сильно изменяющих суточные периодические явления в организме (Быков, Слоним, 1960).

Возможность воспроизведения двигательной активности в определенные часы суток в порядке врожденного ритма или приобретенного условнорефлекторного стереотипа (условного рефлекса на время) подчеркивается в большом количестве исследований. Циклическим изменениям в организме подвержено не только большинство физиологических процессов, но и такие явления, как рост, митотическая активность клеток, т. е. процессы поддержания структуры тела. Последнее позволяет думать, что в изменениях активности организма принимают участие нуклеиновые кислоты, а у высших организмов — также и синтез нуклеиновых кислот в центральной нервной системе. Это направление исследований широко представлено в изучении образования условных

рефлексов, хранения памяти. Однако проявления спонтанной активности с этой точки зрения в литературе совершенно не освещены.

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ПОДДЕРЖАНИЯ ФАКУЛЬТАТИВНОЙ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ

Как известно, роли нуклеиновых кислот и образованию белка в процессе обучения, хранения памяти и в формировании условных рефлексов придается большое значение. Гипотезы о внутринейронном кодировании и внутриклеточной памяти, а также о роли нуклеиновых кислот в образовании межнейронных связей в одинаковой мере опираются на соотношения синтеза и распада и на распределение нуклеиновых кислот в нейронах и в различных отделах центральной нервной системы.

Из структур головного мозга наибольшее внимание привлекает в этом отношении гиппокамп, в котором нарушения в нуклеиновом обмене приводят, по данным ряда авторов, к нарушениям условных рефлексов и памяти (Hydén, 1959; Morrell, 1961; Крылов и др., 1965; Hydén, Lange, 1965; Воронин и др., 1966; Меерсон, Кругликов, 1966; Данилова, 1969).

В нашей лаборатории было показано, что введение рибонуклеазы в дозе 500 гамм в вентральный отдел гиппокампа вызывало в течение 3—4 дней исчезновение выработанного простого электрооборонительного условного рефлекса у крыс. Контрольное введение физиологического раствора или сывороточного альбумина, а также введение рибонуклеазы в дорсальный отдел гиппокампа не вызывало описанного эффекта. В то же время в процессе выработки электрооборонительного условного рефлекса у крыс наблюдалось значительное и достоверное повышение содержания РНК в гиппокампе. Однако это повышение было выражено только на ранних стадиях выработки условного рефлекса. После большого количества сочетаний (160—200) достоверной разницы в содержании РНК в гиппокампе не наблюдалось. Точно так же отсутствовало повышение содержания РНК после контрольных раздражений (удар током) или бега в третбане. В равной мере при очень большом количестве сочетаний не наблюдалось исчезновения условного рефлекса при введении рибонуклеазы в дорсальный гиппокамп. Таким образом, нарушение синтеза РНК оказывает влияние на рыхлый условный рефлекс в стадии его формирования, когда наблюдается увеличенный уровень РНК и, возможно, увеличенный ее синтез (Семешина и др., 1969).

Несомненный интерес представляет влияние нарушения синтеза белка в гиппокампе на проявления безусловных рефлексов, также протекающих закономерно в течение суток. К их числу относится хорошо изученный в нашей лаборатории А. Г. Понугаевой (1960) инстинкт запасания корма грызунами.

Была сделана также попытка изучения влияния введения рибонуклеазы в гиппокамп золотистым хомякам, хорошо запасающим корм. Эта форма деятельности развивается у них независимо от обучения и может рассматриваться как врожденная (инстинкт). Введение рибонуклеазы в гиппокамп, в опытах В. И. Арава (1972), нарушало деятельность запасания корма (рис. 36). В течение дня (когда происходит запасание) наблюдались отдельные побежки к кормушке, но само запасание отсутствовало. Восстановление наступало на 4-й день, т. е. в те же сроки, что и восстановление искусственного оборонительного условного рефлекса. Эти данные заставляют задуматься о роли условного рефлекса на время в проявлениях инстинктивной деятельности, также носящей характер факультативной, и предполагать, что в распределении ее деятельности в суточном цикле имеют место условные рефлексы на время, рефлексы достаточно нестойкие. Такую характеристику условным рефлексам на время можно дать и в связи с большой их зависимостью от режима освещения в разные сезоны года. Следовательно, угнетение синтеза или повышенный распад РНК в нейронах гиппокампа приводит к выпадению рыхлой временной связи, а процесс образования условного рефлекса связан с повышением уровня РНК (Арав, Понугаева, 1971).

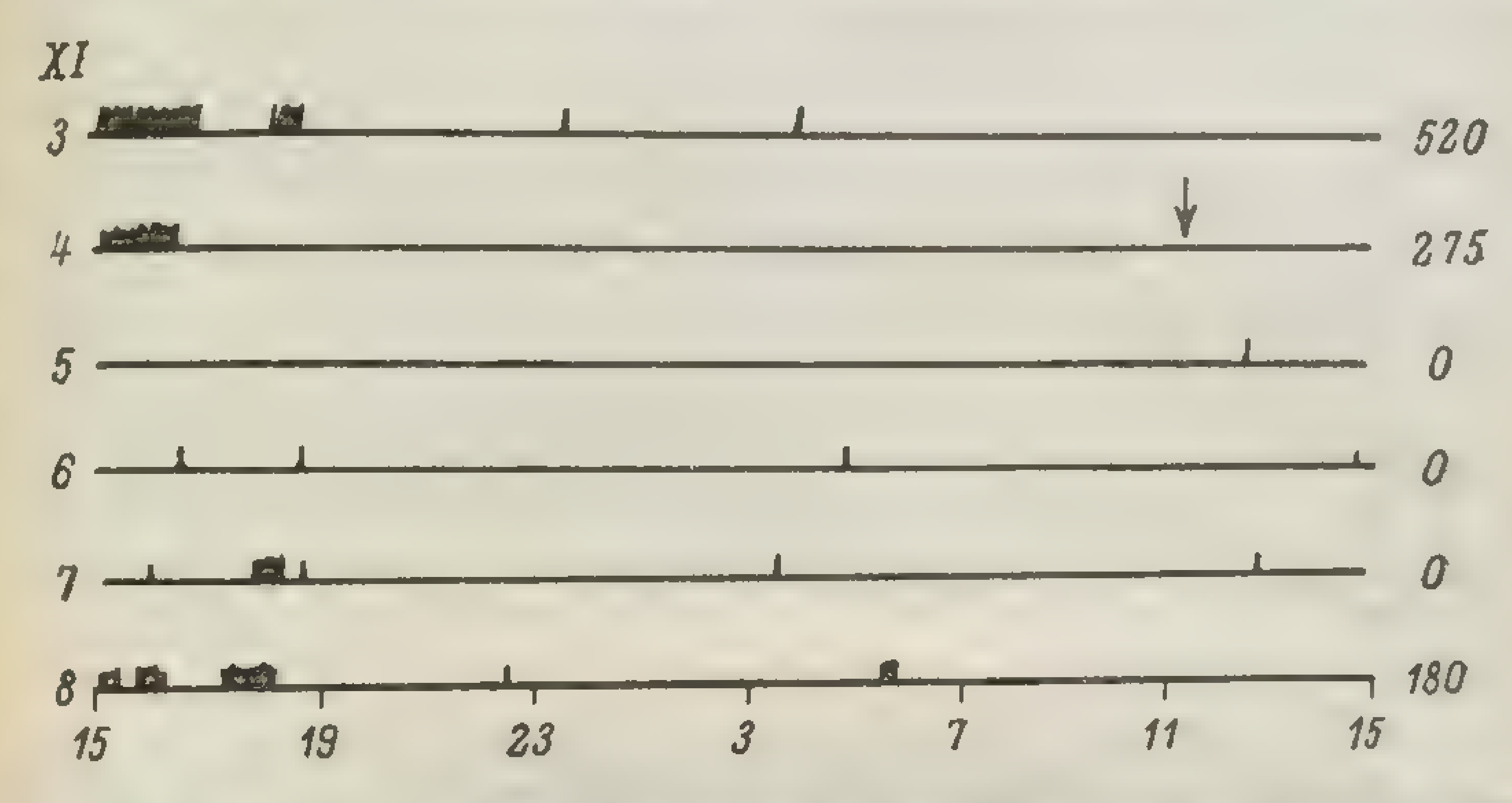


Рис. 36. Изменения рефлекса запасания корма у золотистого хомяка после введения рибонуклеазы (показано *стрелкой*) в гиппокамп (по: Арав, 1972).

Цифры справа — количество запасенных семян, г; *цифры снизу* — часы суток.

С этой стороны значительный интерес представляло изучение содержания РНК в нейронах головного мозга в процессе осуществления такой деятельности, как игровая. В исследованиях А. Е. Давидовской (1971) использовался молодняк золотистого хомяка, содержавшийся в изоляции, игровая деятельность которого, как было показано ранее, выражена особенно интенсивно.

В этих исследованиях был применен и ультрамикрохимический анализ РНК в единичной клетке. Для анализа на первых порах были взяты клетки ядра Дейтерса, очень крупные и особенно удобные для такого рода исследований. После выделения на холоде клетки фиксировались, помещались в масляную камеру, РНК экстрагировалась посредством фермента рибонуклеазы. Экстракт фотометрировался на МУФ-5, и по фотометрической кривой на электронновычислительной машине рассчитывалось содержание РНК в каждом нейроне. Животные изучались вне игры, в первые 15 мин. после начала игры и сразу после окончания игры (игра продолжается около 45—50 мин.) (табл. 7 и 8).

Таблица 7

Содержание РНК в нейронах Дейтерса (анализ по Эдстрёму) при игровой деятельности (по: Давидовская, 1971)

Период игры	Число животных	Число анализов нейронов	Количество РНК, пг
Начало игры—пик игры . . .	4	32	210.7±17
Конец игры—сон	5	48	108.5±13
Контроль	4	32	227.0±16

Оказалось, что первые 15 мин. игры не вызывают значительных и статистически достоверных различий в содержании РНК в нейронах ядра Дейтерса. (Вне игры содержание РНК равнялось $227.1 \cdot 10^{-12} \pm 16.4 \cdot 10^{-12}$ г; сразу после начала игры – $210.7 \cdot 10^{-12} \pm 17.0 \cdot 10^{-12}$ г). После периода игры уровень содержания РНК резко снижался и составлял $108.5 \cdot 10^{-12} \pm 13 \cdot 10^{-12}$ г. Эти различия статистически достоверны ($p=0.001$). Следовательно, игровая деятельность обрывается при низком уровне

Таблица 8

Содержание РНК в ассоциативной коре, гиппокампе и мозжечке (анализ по Огуру и Розену) при игровой деятельности золотистых хомяков (по: Давидовская, 1971)

Отдел мозга	До игры		После игры		Р достоверности различий
	число анализов	количество РНК, мг%	число анализов	количество РНК, мг%	
Ассоциативная кора	10	328.4±25	9	261.9±5.5	0.01
Гиппокамп . . .	6	290.5±5	7	245.5±3.7	0.001
Мозжечок . . .	7	555.2±7.8	8	496.5±27.0	0.05

РНК, что позволяет рассматривать ее как своеобразную форму обучения, возникновения новых «структур» в процессе развития.

При изучении возникновения спонтанной активности весьма перспективным, по-видимому, является исследование роли медиаторов в ЦНС. В этой связи особый интерес приобретают биогенные амины — катехоламины (норадреналин и допамин) и серотонин. Так, например, было установлено, что в мозгу утомленных плаванием крыс серотонин увеличивается, а уровень норадреналина падает (Barchas, Freedman, 1963). Серотонин заслуживает упоминания, поскольку он является одним из факторов, который, возможно, участвует в механизмах возникновения сна (Jouvet, 1967) и зимней спячки (Uuspää, 1963; Spafford, Pengelley, 1971; Попова, Кудрявцева, 1972).

Наши сотрудники (Попова и др., 1972) изучали содержание серотонина в мозгу золотистых хомяков на различных стадиях игрового поведения, а также влияние веществ, увеличивающих уровень эндогенного серотонина, на эту форму поведения. Обнаружилось, что игровая активность сопровождается значительным изменением уровня этого биогенного агента в мозговом стволе. Когда хомяки находились в вялом, сонном, состоянии, которое предшествует игре и наступает после ее окончания, уровень серотонина в мозгу был заметно выше, чем в кульминационный момент игры (табл. 9).

Таблица 9

Содержание серотонина в мозгу молодняка золотистых хомяков (мкг/г) во время игры и сна
(по: Попова и др., 1972)

Содержание активности	Мозговой ствол	Полушария
Начальное (сон)	0.841±0.049 (11)	0.581±0.071 (6)
Интенсивная игра	0.655±0.048 (15)	0.456±0.072 (8)
Засыпание после игры	0.845±0.038 (15)	0.442±0.039 (7)

Примечание. В скобках — количество животных.

Об участии серотонина в проявлениях игрового поведения свидетельствуют изменения его содержания в мозгу (экспериментальные данные). Ипромазид — *n*-ный ингибитор моноаминоксидазы — вызывает резкое ослабление игровой активности. Известно, однако, что при подавлении моноаминоксидазы уровень серотонина в тканях увеличивается, так же как и уровень катехоламинов и прежде всего допамина, который очень чувствителен к этому ферменту (Kopin, 1964; Попова, 1970). Поэтому в экспериментах уровень серотонина избирательно повышался введением его предшественника в биологическом синтезе — 5-гидрокситриптофана, а уровень допамина — введением ДОФА. Пос-

леднее не влияет на игровое поведение, тогда как 5-гидрокситриптофан оказывает на него явное воздействие, подобное действию ипромазида. Большие дозы этого препарата блокируют все проявления игровой активности, а малые — заметно их ослабляют.

Эти результаты позволяют предположить, что серотонин может играть роль в возникновении и прекращении различных форм так называемой спонтанной активности.

Разумеется, приведенные факты являются только начальным этапом большого пути, открывающегося перед исследователем. В этом отношении представляют особый интерес явления врожденной деятельности, выпадающие при выключении природных раздражителей, но потенциал которых как бы накапливается, что выражается в усилении этой деятельности после бездействия.

Эти факты представляют большой интерес и для изучения различных видов утомления как природных регуляторов деятельности организма. Разумеется, интересно также не только изучение деятельности эффекторов, но и влияние объема притекающей информации, силы и качества воздействия раздражителей и т. д.

Этот путь является весьма перспективным для основной проблемы — происхождения так называемой спонтанной деятельности.

* *
*

Представляется возможным выделить две формы поведения — облигатную (пищевое, комфортное, оборонительное поведение) и факультативную, включающую как общую двигательную активность, так и специальные формы деятельности (инстинкты). Как первая, так и вторая имеют свои энергетические эквиваленты, интегрируемые в центральной нервной системе. Покой или деятельность обусловливаются, следовательно, не только сигналами из внешней или внутренней среды, но и этой интеграцией, в основе которой лежит энергетическое равновесие организма и среды. Интеграция имеет видовые черты, но на нее оказывает влияние возраст и физиологическое состояние организма, включающее суточные и сезонные изменения. Эта интеграция обеспечивает не только постоянство веса тела, постоянство расхода энергии, сохранение ряда других жизненных констант, в том числе и константу развития, но и является важнейшим наследственно закодированным признаком, таксономически различающимся у отдельных видов. Признание существования известной «нормы» жизнедеятельности организма животных и человека открывает широкие возможности в трактовке явлений гипер- и гипокинезии, оценки объема поступающей информации интенсивности обучения и тренировки, т. е. оценки тех факторов, влияние которых при всех кажущихся отличиях для отдельных видов животных и для человека имеет общий сформированный в процессе эволюции механизм.

Глава V. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ И ПОВЕДЕНИЕ

ПОНЯТИЕ О БИОЛОГИЧЕСКИХ РИТМАХ И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Периодически повторяющиеся во времени изменения факторов внешней среды: смена дня и ночи, сезонов года, фаз луны, смена приливов и отливов в прибрежной зоне морей и океанов — таков далеко не полный список этих изменений, оказывающих глубокое и всестороннее влияние на животный организм, на протекание его физиологических функций, на его поведение в широком смысле этого слова. Если к этому добавить еще и процессы, периодически протекающие в организме, как например сердечные сокращения, сокращения гладкой мускулатуры кишечника, периодические приемы пищи и возбуждение пищеварительного аппарата, то можно очертить большой круг явлений, непосредственно связанных с жизненными функциями, протекающими во времени.

Первые исследования ритмических процессов поведения животных принадлежат французскому физиологу Л. Лапику (Lapique, Lapique, 1897), хотя изучение таких явлений, как суточный ритм, были начаты еще в середине прошлого столетия женевским врачом Шосса (Chossat, 1843). Сегодня в жизнь вошла целая научная дисциплина — хронобиология, изучающая протекание физиологических процессов во времени.

По мнению одного из крупнейших специалистов в области хронобиологии Хальберга (Halberg, 1969), ритмические процессы в организме могут быть разделены на три группы. Группа ритмов высокой частоты с периодом до 0.5 часа включает электрические явления в мозгу, сердечные ритмы, ритмы дыхания. Группа ритмов средней частоты — с периодом от 0.5 часа до 6 дней; сюда относятся смена активности и покоя, смена сна и бодрствования, изменения обмена веществ, изменения в крови и в моче. Эта группа ритмов, по Хальбергу, разделяется на ритмы: ультрадный — с периодом 0.5—20 час., циркадный — 20—28 час. и инфрадный — 28 час. — 6 дней. В группу ритмов малой частоты, начиная от 6 дней до 1 года, входят циркасептанный, или недельный, ритм, циркавинтанный — продолжительностью около 20 дней и циркатригинтанный — около 30 дней, т. е. лунный ритм. Наконец, к этой же группе относится и годичный — цирканный ритм.

Процессы, охватываемые этими ритмами, весьма разнообразны — менструальные циклы, половые циклы у низших обезьян, циклы экскреции 17-оксикетостероидов, циклы активности щитовидной железы, нейросекреторные циклы гипоталамических ядер мозга, зимняя спячка и бодрствование и др.

Необходимо отметить, что из всей этой сложной латино-греческой терминологии широкое распространение получили термины: циркадный — околосуточный ритм (продолжительность от 20 до 28 час.) и цирканный — годичный, продолжительностью около 1 года.

Однако из всех многочисленных биологических ритмов только четыре развились в ответ на природные циклические изменения среды, и их можно назвать адаптивными. Это ритмы: приливный, суточный, лунный и сезонный. В ходе эволюции в организме развились автономные периодические процессы — эндогенные ритмы, периоды которых находятся в соответствии с периодами процессов, происходящих вне организма. Поэтому раздел поведенческой биоритмологии представляет самостоятельную и очень большую область знаний. Однако различные ритмы изучены в разной степени, и наибольшее внимание исследователи уделили суточному — циркадному ритму.

На ритмические процессы поведения, как и на многие стороны врожденного поведения, впервые обратил внимание американский зоопсихолог Крэг (Craig, 1918), выделивший наряду с цепными формами поведения и явление повторения этих цепей или циклов. Как и для описанных выше явлений врожденного поведения — инстинкта, проблема формирования циклических изменений его также включает вопросы выделения врожденных и приобретенных элементов. Прежде чем приступить к рассмотрению этих вопросов, необходимо остановиться на принципах изучения ритмических изменений в организме и на анализе происхождения этих ритмов.

ОСНОВНЫЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ В БИОРИТМОЛОГИИ

Одним из кардинальных вопросов биоритмологии является проблема происхождения ритмических явлений и роль внешних и внутренних стимулов в формировании и поддержании ритмов активности и покоя, а также ритмов специализированных форм деятельности.

В числе факторов, оказывающих влияние на ритмические процессы, важнейшими являются следующие: извращение — смещение временных отношений раздражителей внешней среды (смены дня и ночи, смены температур, влажности, изменения режима питания и т. д.), переезды в экваториальном широтном направлении — смещение (рассогласование) внутренних и внешних ритмов, перемещение (переезды) в долготном (меридианальном) направлении — смещение сезонных циклов.

Лучше других изучены суточные (циркадные) ритмы; их изучение имеет уже более чем 100-летнюю историю, причем значительные исследования проведены на человеке.

При изучении влияния внешних стимулов на суточный ритм исследователь прежде всего ставит следующие вопросы: зависит ли циклическая организация поведения от ритмических внешних стимулов? Какое влияние оказывают эти внешние стимулы и как изменяются ответы на них в различные фазы цикла? Влияют ли постоянные условия внешних раздражений на свойства ритма? Контролируют ли внешние раздражения — частично или полностью — характеристики последовательности активности, устанавливают ли они время ее начала, поддержания и окончания, и лежат ли они в основе различий между циклами? Сопровождаются ли отклонения от среднего уровня — более длительные или краткие — возрастанием активности?

Ответить на эти вопросы можно при рассмотрении суточного ритма, лучше всего изученного.

Поведение большинства животных определенным образом отражает цикл дня и ночи. Это влияние можно видеть в общей двигательной активности, в характере еды и питья, в голосовых реакциях (птиц) и в других формах периодической активности. Это влияние может сказываться также и на событиях, происходящих лишь однажды в жизни, как например при выходе насекомого из куколки (Brown, 1959; Aschoff, 1960; Pittendrigh, 1960). Эти циклы легче всего наблюдать, если они повторяются в активности особи изо дня в день. Так, например, Рихтер (Richter, 1927) оборудовал мышиную клетку приспособлением, которое регистрировало все движения животного. Суммирование этих результатов в форме графиков с соответствующими единицами для оси времени показывает цикл активности, часто достигающей максимальной величины сразу после захода солнца и минимальной на рассвете. Слабая активность наблюдается в середине дня. У дневной птицы — вьюрка — имеет место аналогичный цикл, но максимальная активность у нее приходится на дневное время.

Первые исследования суточного (циркадного) ритма двигательной активности у птиц принадлежат скандинавским исследователям Хильдену и Стенбеку (Hilden, Stenback, 1916), установившим у ряда дневных воробьиных птиц максимум активности днем, а у ночных птиц — совы и филина — максимум активности ночью. С тех пор на эту тему проведено огромное количество исследований, но основные выводы этой работы остались непоколебленными.

Впервые у ряда видов млекопитающих двигательная активность на протяжении суток была изучена О. П. Щербаковой (1937, 1949в) в нашей лаборатории. Наиболее четко дневная двигательная активность была выявлена у обезьян (павианов-гамадрилов и макак); слабо выраженные суточные циклы были обнаружены у хищных (домашних собак, шакалов и динго). Очень

слабо выраженными оказались суточные циклы двигательной активности у лабораторных животных — морских свинок и кроликов. На рис. 37 приведены суточные циклы некоторых видов млекопитающих.

Данные О. П. Щербаковой были подтверждены в дальнейших исследованиях, проведенных на низших обезьянах в последние годы (Ströbel, 1969; Winget et al., 1969; Hawking, Lobban, 1970).

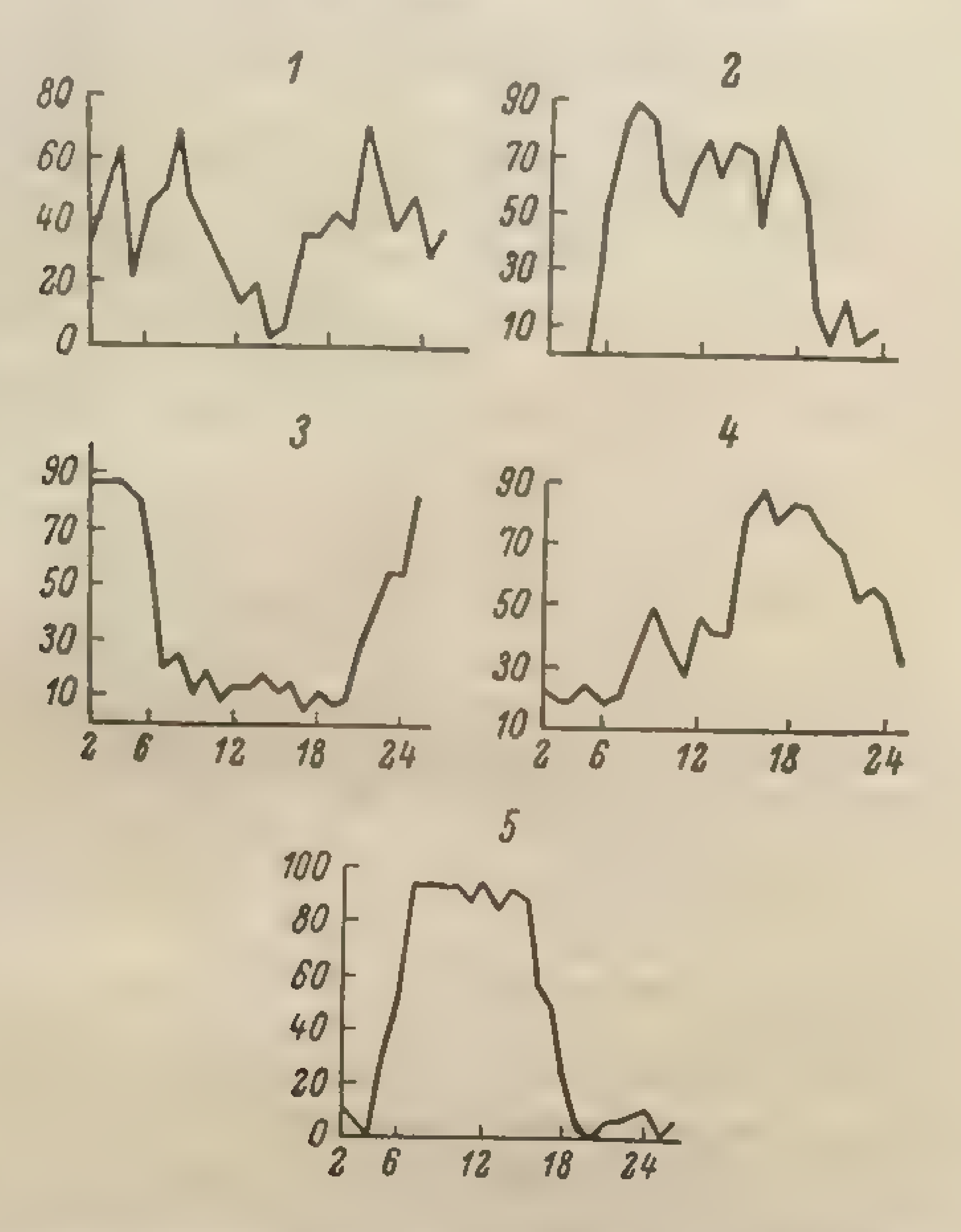


Рис. 37. Суточные кривые двигательной активности у некоторых видов диких млекопитающих (по: Щербакова, 1949б).

1 — шакал; 2 — кавказский медведь; 3 — барсук; 4 — енотовидная собака; 5 — макака лапундер. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — активность, %.

Видовые особенности циркадных ритмов изучены не только в лаборатории (при регистрации в клетках), но и в полевых условиях при визуальном наблюдении за определенными элементами поведения животных в природе. Часто такими элементами, регистрируемыми исследователями, является выход грызунов из норы, питание в определенные часы и т. д.

Изучение суточного ритма занимает значительное место в практике наблюдений за сельскохозяйственными животными. Здесь регистрируются суточные изменения приема пищи (пастьбы), режим жвачки, сна и бодрствования и т. д.

Неодинаково выраженное распределение общей активности и специализированных актов поведения на протяжении суток является достаточно характерным видовым признаком, а прочность таких двигательных суточных стереотипов поведения, особенно у грызунов, иногда оказывается очень значительной (Калабухов, 1937).

Средний период кратковременных циклов активности у разных видов различен. У землероек Кроукрофт (Crowcroft, 1953) выявил корреляцию с размером тела. Так, при сравнении суточной активности большой болотной землеройки, обыкновенной бурозубки среднего размера и малой бурозубки оказалось, что у животных меньшего размера наблюдаются более короткие и частые пики на кривой активности. У этих землероек активность, по-видимому, распределена равномерно на протяжении суток, хотя и имеются два максимума, как у мышей. Интересно отметить, что у малой бурозубки из общего бюджета времени на отдых затрачивается больше времени, чем у обыкновенной бурозубки, несмотря на бóльшую частоту пиков активности.

Различия такого рода порождают видовые особенности циркадной активности. У разных видов грызунов они резко выражены (Aschoff, Honma, 1959).

Приведенные особенности активности являются примерами ритмической организации поведения с регулярно повторяющимися приступами активности, разделяемой интервалами пониженной активности или покоя. При математическом анализе таких кривых удалось установить наличие суточных или циркадных (circa — около, dien — день) изменений, период которых равен 24 час.

ЭНДОГЕННЫЕ РИТМЫ И ИЗОЛЯЦИЯ ОТ ПЕРИОДИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ

Наиболее простым методом изучения влияния среды на формирование и поддержание циркадных ритмов является метод изоляции. Животное (а также человека) помещают на длительное время в изолированное помещение, где поддерживаются постоянное освещение, температура и т. д. При этом исключаются любые сигналы о времени суток, связанные с отсчетом времени на часах (для человека), световые или звуковые сигналы для животных.

В большом количестве проведенных таким образом экспериментов были получены однозначные результаты. Суточный ритм двигательной активности в основном сохранялся, хотя амплитуда сдвигов может уменьшаться или несколько смещаться во времени. Большинство исследователей сделало отсюда простой вывод, что циркадный ритм поддерживается в известных пределах эндогенно, что в основе его лежат так называемые биологические часы. На их ход изоляция от внешних раздражителей может оказать самое незначительное влияние.

Браун (Brown, 1959, 1960) указывал на многие параметры окружающей среды, кроме света и температуры, изменяющиеся в течение суток: давление, влажность и космическая радиация, которые совершенно не контролируются в экспериментах такого рода. Он утверждал, что до тех пор, пока не будет поставлен эксперимент с исключением всех этих влияний, трудно доказать со всей несомненностью, что циркадные ритмы действительно эндогенны.

Эти возражения послужили основанием для постановки ряда опытов с перемещением животных в широтном направлении. При этом предполагалось, что если циркадный ритм, проявляющийся в постоянных условиях, доступных контролю, зависит от раздражений, связанных с вращением земли, то это будет выявлено при таком перемещении. Если такие неучитываемые факторы имеются, то перевозка животного в широтном направлении на новое место должна привести к немедленной синхронизации ритма с новым временем. Оказалось, что в таких экспериментах циркадный ритм не устанавливается сразу, даже если свет и температура поддерживаются постоянными.

Так, например, циркадный ритм изменения цвета наружного покрова краба, сохраняющийся и в непрерывной темноте, был тщательно изучен Брауном и сотр. (Brown, Webb, 1948; Brown, 1959). Когда крабов в затемненных коробках перебросили на самолетах с Атлантического на Тихоокеанское побережье США, ритм изменения цвета сохранял исходную синхронизацию, несмотря на перемещение в широтном направлении, соответствующее смещение времени на 3.5 часа (Brown et al., 1955). Аналогичный результат был получен с приливным ритмом прокачивания воды через мантию у мидий (Rao, 1954).

Очень тщательные эксперименты по перемещению пчел были поставлены Реннером (Renner, 1957). Вместо того чтобы изучать пики активности в течение всего дня, Реннер использовал тенденцию отдельных медоносных пчел регулярно навещать цветы или кормушку в определенное время дня. В старых работах Белинга (Beling, 1929) и Валя (Wahl, 1932) было установлено, что этот циркадный ритм питания может быть выработан на условнорефлекторной основе и что он затем сохраняется при возможно более постоянных условиях. Один из экспериментов был даже проведен в соляной шахте, на 180 м ниже поверхности земли. Реннер (Renner, 1957) построил большую переносную камеру с постоянным светом и температурой. Колония пчел, помещенная внутрь, могла кормиться в полностью закрытой камере из искусственных кормушек. В такой камере в Париже группа пчел была обучена подлетать к кормушкам в определенное время дня. Затем улей был запечатан и вечером на самолете был переправлен в Нью-Йорк. В Нью-Йорке была заранее заготовлена аналогичная камера, и после ночного перелета пчелы были выпущены в нее. В течение трех дней пчелы продолжали подлетать

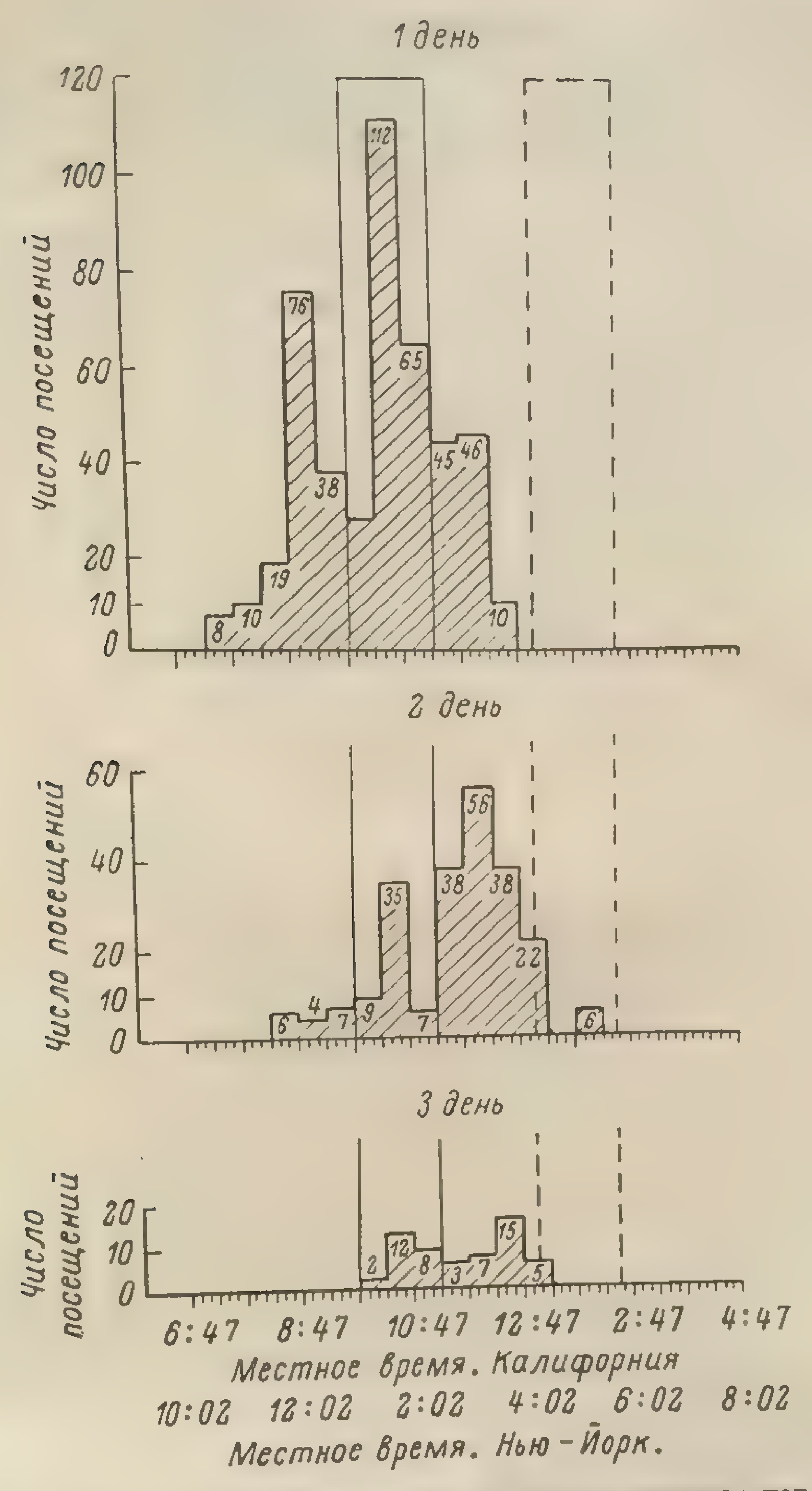


Рис. 38. Опыт перемещения пчел, экспонированных под открытым небом, с востока на запад США (по: Renner, 1957).

Сплошной прямоугольник — время обучения в Нью-Йорке; *прерывистый* — соответствующее время в Калифорнии. *Заштрихованная гистограмма* показывает количество подлетов пчел к автоматическим самописцам в дни, последовавшие за перемещением их в Калифорнию.

к пустой кормушке с интервалом примерно в 24 часа — в тот час, когда они были приучены кормиться в Париже. Местные условия не вызвали немедленного изменения синхронизации, что свидетельствует о независимости циркадного ритма от местного времени. Перемещение в обратном направлении дало те же результаты (рис. 38).

Продолжительность периода циклов активности в постоянных условиях редко соответствует точно 24 час. (Aschoff, 1960). Обычно наблюдаются небольшие, но стойкие отклонения. В условиях 24-часового цикла смены света и темноты цикл активности хорошо синхронизируется с ним, но когда ритмическое раздражение светом и темнотой снимается, восстанавливается первоначальный период колебаний (Rawson, 1959).

Циклы, наблюдаемые в постоянных условиях изоляции, часто бывают очень регулярными. Такое постоянство предполагает существование очень точных биологических часов. Так, например, в непрерывной темноте у летяг наблюдается ритм циркадной активности, в течение многих дней отклоняющийся от средней величины всего на ±2 мин. (De Coursey, 1961).

МЕТОД «ОСТАНОВКИ» БИОЛОГИЧЕСКИХ ЧАСОВ И ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ, ИНГИБИТОРОВ СИНТЕЗА БЕЛКА И МУТАГЕНОВ

Предположение о существовании биологических часов, т. е. существование независимой от внешний условий спонтанной циркадной периодики (с периодом около 24 час.) вызвало ряд исследований, направленных на изменение скорости хода этих гипотетических часов путем охлаждения организма. Как известно, холод резко замедляет физиологические реакции, а у пойкилотермных (холоднокровных) организмов резко снижает общий уровень обмена веществ и двигательную активность. В опытах Реннера (Renner, 1957) с обученными пчелами применялось 5-часовое охлаждение, после чего пчелы подлетали к кормушке на 5 час. позднее; это позволяет думать, что они не реагируют на сигналы местного времени. Реннер (Renner, 1960), однако, указывает, что результат этот может быть сомнительным, так как охлаждение могло также помешать восприятию пчелами внешних раздражений, связанных с местным временем. В старых работах (Bünning, 1931; Wahl, 1932; Kalmus, 1934) было установлено, что продолжительность периода мало зависит от температуры при прочих постоянных условиях. Поскольку интенсивность многих физиологических процессов значительно возрастает с повышением температуры, малая температурная зависимость циркадных ритмов представляется удивительной. Исследования на пойкилотермных организмах — крабах (Brown, Webb, 1948), мухах-дрозофилах (Pittendrigh, 1954), ящерицах (Hoffmann, 1957) и на

многих других видах (Sweeney, Hastings, 1960) обнаружили небольшие, но явные сдвиги в длительности периода в определенных диапазонах температурных изменений. У гомойотермов, у которых можно было ожидать отсутствие такой температурной зависимости, обнаруживается тот же слабый эффект, когда они находятся в пойкилотермном состоянии (например, оленьи мыши во время зимней спячки — Rawson, 1960).

Относительная температурная независимость циркадных ритмов, по-видимому, имеет значение в природных условиях. Если циркадные ритмы служат прежде всего для концентрации соответствующего поведения в определенные периоды времени в течение суток, то изменение температуры должно нарушить точную синхронизацию. Хотя постоянная температура почти не вызывает изменений в длительности периодов, нормальный суточный цикл температуры среды очень важен для синхронизации некоторых циркадных ритмов (Roberts, 1960; Aschoff, 1963).

Опыты с воздействием температуры среды на пойкилотермные и гомойотермные организмы позволяют сделать вывод, что центральные и периферические аппараты, вызывающие согласование (синхронизацию) циркадных ритмов, имеют очень низкий температурный коэффициент (Q_{10}), т. е. что животные координируют свою активность с общим циклом смены дня и ночи в различные сезоны года, независимо от исходного уровня температуры внешней среды.

Положение о том, что в основе всех циркадных ритмов лежат «биологические часы» (Brown et al., 1970), привело к попыткам подвергать ритмические организмы воздействию специфических ингибиторов макромолекулярного синтеза, наркотизирующих агентов, стимуляторов роста, сублетальных доз общих метаболических ядов и другим длительным или чередующимся химическим воздействиям. При этом ставилась задача изменить «ход» этих часов и таким образом проникнуть в тайну их действия. Бóльшая часть использованных веществ не вызывала изменений в ходе этих часов (Bühnemann, 1955; Hastings, 1960), и был сделан вывод, что биологические часы фактически не поддаются экзогенному химическому воздействию.

Некоторые интересные результаты получены при воздействии ингибиторов на синтез белка. При воздействии на простейших динофлягеллятом актиномицина-D ритм биолюминесцентного свечения затормаживался. Пуромицин — другой ингибитор синтеза белка — также, по-видимому, затормаживает этот ритм, но в то же время тормозит всю биолюминесценцию. Хлорамфеникол не оказывает влияния на длину периода, но многократно увеличивает амплитуду ритма (Karakasian, Hastings, 1962, 1963). Актиномицин-D не влиял на другие ритмические процессы, происходящие в организме этих простейших. Изучая фотосинтетический ритм у безъядерной *Acetabularia*, Суини, Таффи и Рубин (Sweeney et al., 1967) обнаружили, что кроме уменьшения амплитуды ак-

тиномицин-D, пуромицин и хлорамфеникол не оказывали заметного влияния на «часы» этого организма. Одним из наиболее убедительных свидетельств действия ингибиторов синтеза белка является воздействие циклогексамида на фототактический ритм простейшего — *евглены*: было установлено, что период ритма возрастает в зависимости от концентрации ингибитора (Feldman, 1967). Поскольку период ритма изменился, возможно, что гексамид действует непосредственно на уровне «часов», замедляя их «ход».

Последовательный эффект от применения одного вещества получен при исследованиях с использованием тяжелой воды. Добавление D_2O в среду культуры евглены вызывало изменения как фаз, так и периодов фототактического ритма (Bruce, Pittendrigh, 1960). Бюннинг и Болтс (Bünning, Baltes, 1963) обнаружили возрастание периода ритма покоя и движения у фасоли под действием D_2O. Такое же действие он оказывает на ритм активности оленьей мыши — *Peromyscus* (Suter, Rawson, 1968), африканского воскоклювого ткачика — *Estrilda* (Palmer, Dowse, 1969) и межприливного ракообразного *Excirolana* (Enright, 1971). Даус и Палмер (Dowse, Palmer, 1972) обнаружили изменения спонтанной двигательной активности лабораторных мышей под действием дейтерия, которые они назвали хрономутагенными. Этот эффект по-разному выявился в различных условиях среды.

В экспериментах, когда мыши содержались при постоянном слабом освещении, дейтерий в концентрациях от 5 до 30% (с нарастанием по 5%) вводился с питьевой водой. Повышенные концентрации пропорционально удлиняли период ритма, а 30%-й D_2O вызывал удлинение периода в среднем на 7.4%.

Увеличение интенсивности освещения при постоянных условиях может удлинить период ритма двигательной активности мыши. Казалось, что дейтерий может изменять восприятие интенсивности освещения мышами, изменяя таким образом период активности. Слепые мыши, а также мыши, постоянно содержавшиеся в темноте, испытывались при воздействии различных доз дейтерия. Полученные результаты мало отличались от результатов, достигнутых при испытании мышей при постоянном слабом освещении; это показывает, что D_2O не изменяет период ритма путем изменения реакции мышей на интенсивность освещения.

Дейтерий в концентрациях от 5 до 30% с 5%-м нарастанием вводился мышам при ритме смены света и темноты (LD 12 : 12 час.) при средней интенсивности освещения. Дозы, включая 15%, вызывали сдвиги фаз; при 20% у некоторых мышей происходила переделка фаз, а некоторые не усваивали этого ритма; при более высоких дозах новые ритмы не усваивались.

Для проверки того, может ли интенсивность освещения в цикле LD ослабить влияние дейтерия на периоды и фазы ритмов, мышам был введен дейтерий в концентрации 20% при слабом освещении и при очень сильном освещении в одном и том же цикле

LD 12:12 час. Ритмы всех мышей первой группы (при слабом освещении) не усваивали этого цикла, а у всех животных второй группы циклы усвоились. Эти данные ясно показывают, что чем интенсивнее освещение в течение светлого промежутка цикла LD, тем сильнее сказывается способность усваивать ритмы, удлиненные дейтерием.

Вопрос о независимости циркадных ритмов от циклических внешних раздражений и об эндогенности циркадных ритмов весьма противоречив (Быков, Слоним, 1960; Aschoff, 1960, 1963; Brown, 1960; Pittendrigh, 1960; Слоним, 1961, 1971). Разногласия между исследователями возникают из-за экспериментальных трудностей отчасти потому, что полное доказательство эндогенности, по мнению некоторых авторов, недостижимо (Brown, 1960; Brown et al., 1970). Опыты с перемещениями животных позволяют предположить, что некоторые циркадные ритмы могут сохраняться в течение нескольких циклов и не синхронизируются в фазе с местным временем и с местными фазными раздражениями, связанными с солнечным циклом. К сожалению, таких опытов было поставлено немного. Задержка общего метаболического цикла охлаждением также выводит животное из фазы с местными сигналами. Тот факт, что циркадный цикл сохраняется и при этих условиях, лишь свидетельствует о большой инертности системы, о наличии следов, сохраняющих циркадную организацию активности и покоя, несмотря на новый режим воздействий среды на сенсорные процессы. Отклонения ритма от 24-часового цикла вращения земли при постоянных условиях приводятся в качестве сильного аргумента в пользу эндогенности ритмов и наличия биологических часов. Индивидуальные различия в циркадных ритмах при одинаковых условиях также используются в качестве доказательства существования эндогенного компонента циркадных ритмов.

НАСЛЕДОВАНИЕ ЦИРКАДНЫХ (СУТОЧНЫХ) РИТМОВ И РАЗВИТИЕ ИХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Основным методическим приемом такого рода исследований является выращивание в изоляции (при постоянных условиях среды) на протяжении нескольких поколений. У домашних цыплят, выведенных в инкубаторе при постоянных условиях освещения и температуры, при вылуплении обнаружился циркадный ритм активности (Aschoff, Meyer-Lohmann, 1954). Так же точно у ящериц, вылупившихся из яиц, инкубированных в постоянных условиях, наблюдался явный циркадный ритм активности (Hoffmann, 1957). В работе Гофмана (Hoffmann, 1959) на ящерицах их яйца содержались в условиях 18-часовых (9 час. светлых, 9 час. темных) и 36-часовых (18 час. светлых, 18 час. темных) суток с соответствующими температурными циклами. Когда ящерицы были переведены в условия постоянного света и температуры, оказалось, что различия в условиях содержания яиц не оказали ника-

кого влияния на циклы последующей активности. В то же время у отдельных особей из одной и той же группы наблюдались резкие стойкие различия в продолжительности периодов ритмов активности. Следовательно, здесь имеет место широкая вариабельность, не позволяющая сделать какие-либо определенные выводы. В исследовании, проведенном при постоянных условиях на домовых мышах, на протяжении нескольких поколений поддерживался довольно регулярный спонтанный циркадный ритм активности (Aschoff, 1960). С другой стороны, анализ активности двух генераций оленьих мышей обнаружил большие расхождения в индивидуальных циклах при одинаковых постоянных условиях (Rawson, 1959).

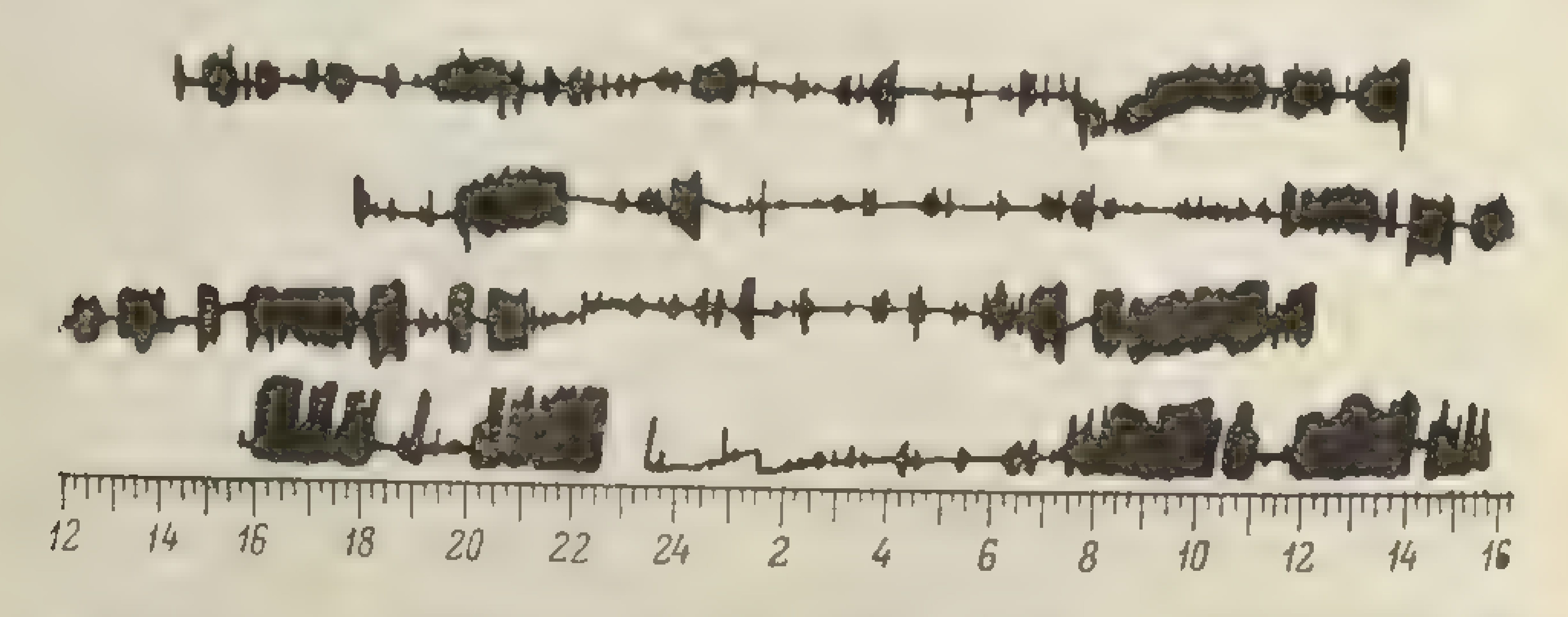


Рис. 39. Появление монофазного суточного ритма у детенышей обезьяны при круглосуточном освещении с момента рождения (макака-резус) (по: Черкович, 1953б).

По оси абсцисс — часы суток; *Сверху вниз*: 50-й, 65-й, 67-й, 83-й дни жизни.

Эти исследования свидетельствуют о наследуемой вариабельности циркадных ритмов, но генетический механизм, участвующий в этом, совершенно не изучен.

Формирование суточного ритма в процессе индивидуального развития представляется весьма сложным. Еще в старых исследованиях Юнделля (Jundell, 1904) выявилось полное отсутствие суточного цикла активности и физиологических функций (температуры тела) у новорожденных детей. Однако эти исследования были, разумеется, проведены без изоляции, в естественных условиях вскармливания ребенка.

На обезьянах, которые, как указывалось выше, обладают хорошо выраженным суточным ритмом, было установлено, что к моменту рождения суточные изменения двигательной активности у них полностью отсутствуют. Это отсутствие наблюдается и при регулярном чередовании таких раздражителей внешней среды, как температура, а главное, освещение (Черкович, 1953б). При содержании в яслях и искусственном вскармливании суточный ритм проявляется у таких обезьян только на 12-й день жизни. При этом наблюдается постепенная концентрация во времени периодов сна ночью и периодов бодрствования днем. Таким образом, здесь в ка-

честве врожденного элемента выявляется способность к концентрации периодов покоя и активности в соответствии с воздействием раздражителей из внешней среды (рис. 39). Эти факты в сопоставлении с данными об извращении и изменении суточных ритмов позволили выдвинуть гипотезу о том, что способность центральной нервной системы животного концентрировать во времени состояния покоя и активности является врожденной и генетически закодированной. Ориентировка же во времени и само построение периодики является результатом воздействия солнечного цикла, цикла вращения земли (Быков, Слоним, 1960).

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ЦИРКАДНЫЙ РИТМ И УСВОЕНИЕ РИТМА

В старых исследованиях, проведенных на человеке во второй половине XIX в., было показано, что как временные изменения режима сна и бодрствования, так и постоянная многолетняя работа в ночную смену не вызывает у человека смещения или извращения суточного ритма температуры тела и некоторых других функций (Benedict, Snell, 1902). Только полная изоляция группы людей в условиях полярной зимовки (Гренландия) позволила установить возможность синхронизации ритма физиологических процессов и ритма сна и бодрствования (Lindhardt, 1917). Такой же вывод был сделан для человека и при длительном переезде в широтном направлении из Сиднея (Австралия) в Лондон.

Проведенные еще в начале столетия исследования на обезьянах (Simpson, Galbraith, 1905) показали, что животные очень быстро синхронизируют ритм физиологических функций с режимом воздействия света и темноты.

Эти исследования были проведены в широком плане в нашей лаборатории в Сухуми на обезьянах и некоторых других млекопитающих О. П. Щербаковой (1937, 1938, 1949а, 1949б, 1949в), а затем Г. М. Черкович (1953а, 1953б).

Было показано, что синхронизация циркадного ритма с условиями освещения происходит у таких высокоорганизованных животных, как обезьяны, уже на протяжении первых суток эксперимента, а синхронизация таких функций, как температура тела, через 3—5 дней. Сроки синхронизации зависят от типа нервной системы. Слабый инертный тип нервной системы животного затягивает синхронизацию циркадного ритма с режимом освещения до 20 дней и более (Слоним, Черкович, 1960).

Представление о циркадном ритме как об околосуточном, лишь приближающемся к 24-часовому периоду, позволило ряду исследователей считать, что основой синхронизации является режим освещения. Было выдвинуто положение о так называемом усвоении циркадного спонтанного ритма 24-часовым суточным циклом смены внешних раздражителей. Следовательно, животные, первоначально активные в ночное время, в конечном счете стано-

вятся активными и во время земного дня. Когда животное, активность которого отклонилась от фазы с земным днем, вновь подвергается воздействию ритма смены дня и ночи, оно вновь очень быстро синхронизируется. Цикл его активности сплетается с циклом внешних условий и поддерживает точную суточную (24-часовую) периодику. Таким образом, циркадный ритм «усваивается» в 24-часовом цикле.

Усвоение циркадного ритма определяется как явление, посредством которого периодическое повторение света и темноты (светового цикла), или периодический температурный цикл, или, что бывает реже, периодически повторяющееся раздражение какого-либо другого рода заставляет явный устойчивый ритм принять новую периодичность с тем же периодом, что и усваивающий цикл (Bruce, 1960). Это определение указывает на доминирующую роль света и температуры в качестве усваиваемых раздражений в обстановке эксперимента. Гомойотермные животные особенно реактивны по отношению к 24-часовому циклу смены света и темноты. Однако пойкилотермные животные, ящерицы и насекомые, реагируют в первую очередь на цикл температурных изменений, а также на освещение (Harker, 1964).

Если возможность извращения циркадного ритма (смена дня на ночь) у животных и у человека не вызывает сейчас уже каких-либо сомнений, то значительно сложнее обстоит вопрос с усвоением ритмов продолжительностью намного меньше или больше 24 час.

В исследованиях О. П. Щербаковой (1938, 1949в) было показано, что создание режима освещения и питания в течение 12-часовых суток (6 час. освещения и 6 час. темноты) привело к формированию двухфазовых суточных циклов двигательной активности и изменений физиологического состояния (температуры тела, частоты дыхания). При этом следует заметить, что пик активности, соответствующий земному дню, был выше, чем второй пик активности, приходившийся на земную ночь (рис. 40). Эти опыты были впоследствии подтверждены многими исследователями.

Так, Трибюке (Tribukait, 1956) подвергал домовую мышь воздействию циклов смены света и темноты в диапазоне от 16 до 29 час., причем половину каждого периода животное находилось на свету, а другую половину — в темноте. Он установил, что мыши могут усвоить «сутки» от 21 до 27 час. С бо́льшими или меньшими периодами ритмы активности не синхронизировались. В таких случаях активность животных возвращалась примерно к 24-часовому циклу. Однако нельзя сказать, что искусственно созданный режим совсем не оказывал влияния в течение этих очень коротких или очень длинных суток. Цикл суточной активности разбился на два. Пик вечерней активности стремился следовать природному 24-часовому ритму, тогда как утренний пик следовал периодичности, накладываемой искусственными условиями. Автор считает,

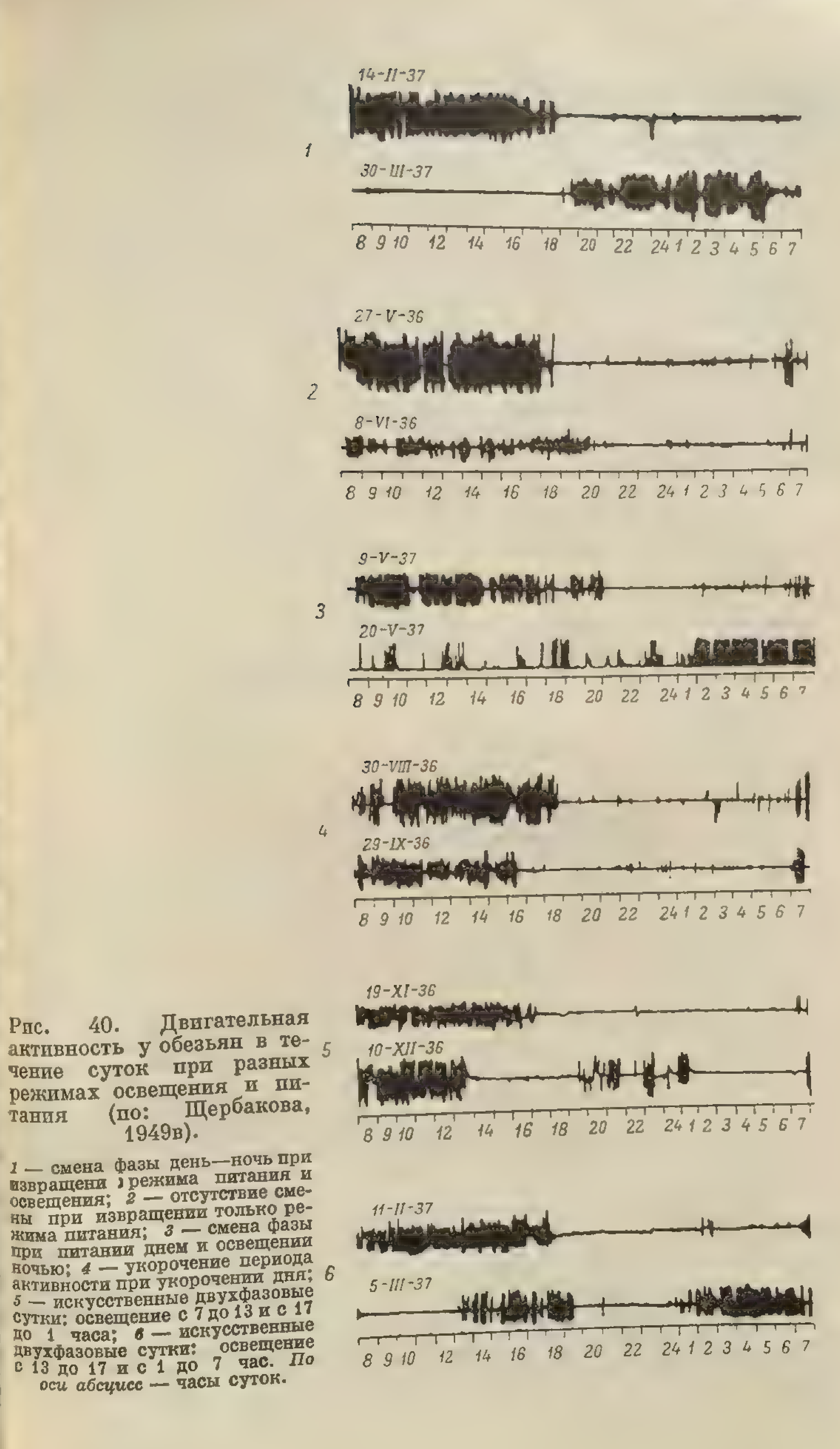


Рис. 40. Двигательная активность у обезьян в течение суток при разных режимах освещения и питания (по: Щербакова, 1949в).

1 — смена фазы день—ночь при извращении режима питания и освещения; *2* — отсутствие смены при извращении только режима питания; *3* — смена фазы при питании днем и освещении ночью; *4* — укорочение периода активности при укорочении дня; *5* — искусственные двухфазовые сутки; освещение с 7 до 13 и с 17 до 1 часа; *6* — искусственные двухфазовые сутки: освещение с 13 до 17 и с 1 до 7 час. *По оси абсцисс* — часы суток.

что две системы управляют поведением одного и того же животного в разное время (рис. 41). Близкие результаты были получены на хомяках (Bruce, 1960).

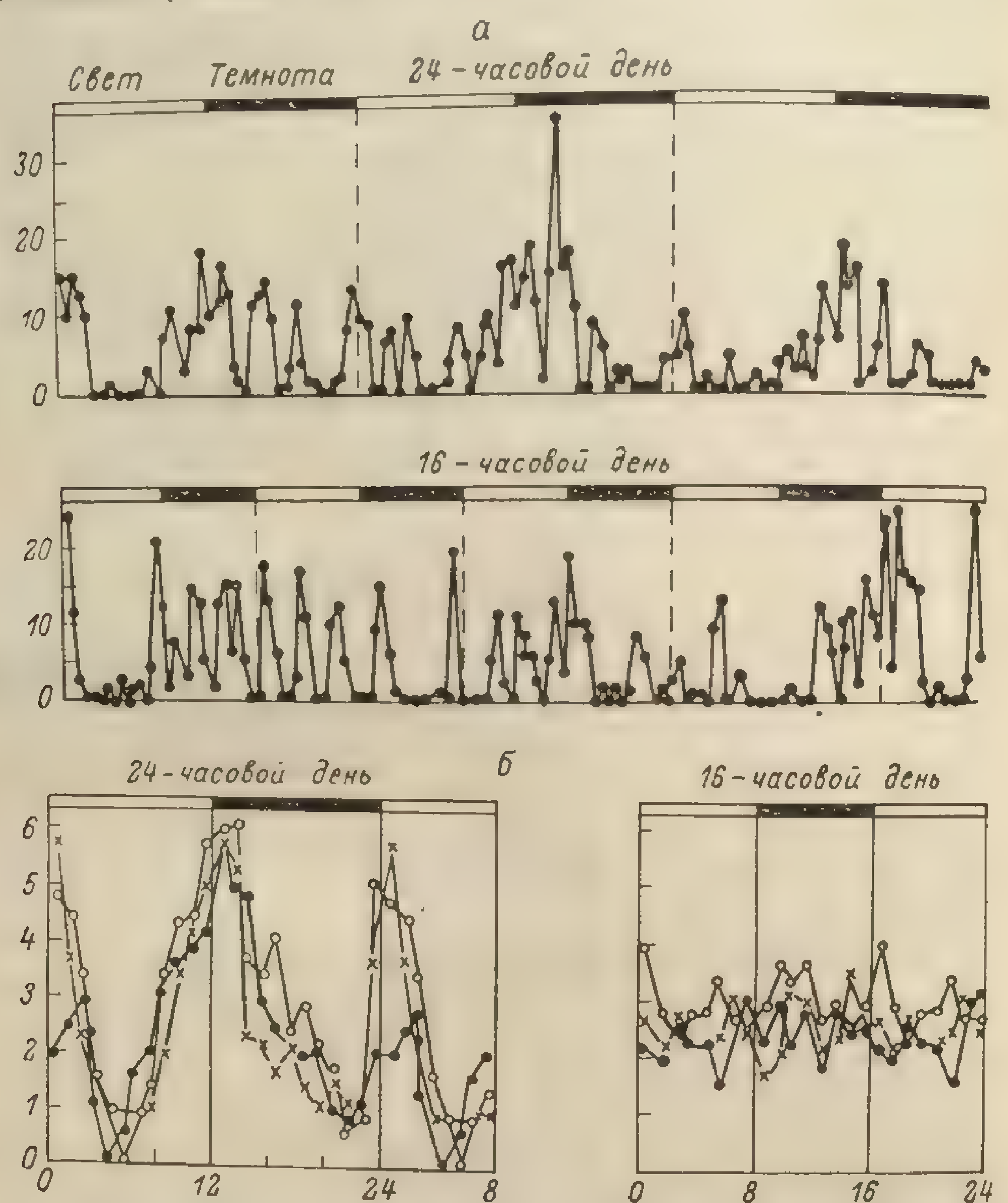


Рис. 41. Двигательная активность мыши *Mus musculus* (по: Tribukait, 1956).

а — в условиях 24-часовых суток (12 час. света и 12 час. темноты) и 16-часовых суток (8 час. света и 8 час. темноты); б — ритм сохраняется при 24-часовых сутках и теряется при 16-часовом режиме. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — активность.

В противоположность этой схеме Каванау (Kavanau, 1962) изучал усвоение циклов активности, еды и питья оленьих мышей к 16-часовым суткам (8 час. света, 8 час. темноты) с помощью искусственных сумеречных переходов, а не простого переключения со света на темноту. В этих опытах подтвердился факт, полученный в нашей лаборатории К. П. Ивановым и др. (1953), что сумеречное освещение является сильнейшим тормозным раздра-

жителем, снижающим общий газообмен у обезьян и вызывающим сонное торможение. На это же значение сумеречного освещения как на важнейший «датчик времени» (Zeitgeber) указывает Ашофф (Aschoff, 1965).

Когда животному предлагаются 24-часовые сутки, состоящие из ряда более коротких циклов смены света и темноты, у него часто поддерживается 24-часовой ритм за счет выделения реакции только на определенные циклы. Хомяк, испытываемый в условиях 6-часовых суток, состоящих из 2 час. света и 4 час. темноты, поддерживает 24 часовой ритм, реагируя только на каждый четвертый цикл. При 4-часовых сутках он реагирует только на каждый шестой цикл и т. д. Это явление, подтвердившееся в исследованиях на слепых мышах и тараканах, получило название «демультипликации частот» (frequency demultiplication — Bruce. 1960). Оно принимается исследователями как своеобразная предрасположенность поддерживать цикл покоя и активности продолжительностью в 24 часа.

При воздействии нового, отклоняющегося по фазе 24-часового цикла смены света и темноты, извращение ритма или его частичное переориентирование во времени (перестройка) у животного наблюдается не сразу. Этот цикл проходит через ряд ежедневных сдвигов фаз, которые в конце концов синхронизируют его с новыми ритмическими раздражениями. Когда достигается синхронность с внешним циклом, сдвиг фаз заканчивается.

Установлено, что величина сдвига фаз и его направление изменяются в зависимости от фазы раздражения в существующем цикле. Для наиболее явной демонстрации процесса перестройки был использован тот факт, что у ночных грызунов одиночное кратковременное раздражение светом в полной и непрерывной темноте вызывает следовые реакции — сдвиг фазы в следующем цикле активности. Исследование такого рода выполнено Де-Курси (De Coursey, 1960, 1961); она нарушала темноту, в которой находились летяги, 10-минутными периодами освещения. Суточный цикл реактивности этих животных был явно связан с ритмом двигательной активности. Наибольшая задержка следующего цикла происходила в тех случаях, когда раздражение предъявлялось близко ко времени начала бега. Задерживающийся эффект постепенно ослаблялся по мере того, как раздражитель предъявлялся в цикле активности все позднее и наконец доходил до нескольких часов после начала активности. За пределами этой точки световое раздражение вызывало вместо задержки цикла его ускорение. Световое раздражение не оказывало никакого влияния на протяжении периода бездействия и начинало сказываться лишь за час или два до начала бега (De Coursey, 1961) (рис. 42). Максимальные сдвиги фаз происходят при предъявлении светового раздражения незадолго до начала активности, что для летяг в природных условиях бывает в сумерках. Поэтому и в работе был сделан вывод. что заход солнца является решающим раздражителем при уста

а

1
5
10
15
20
25
30

6 12 18 24 30

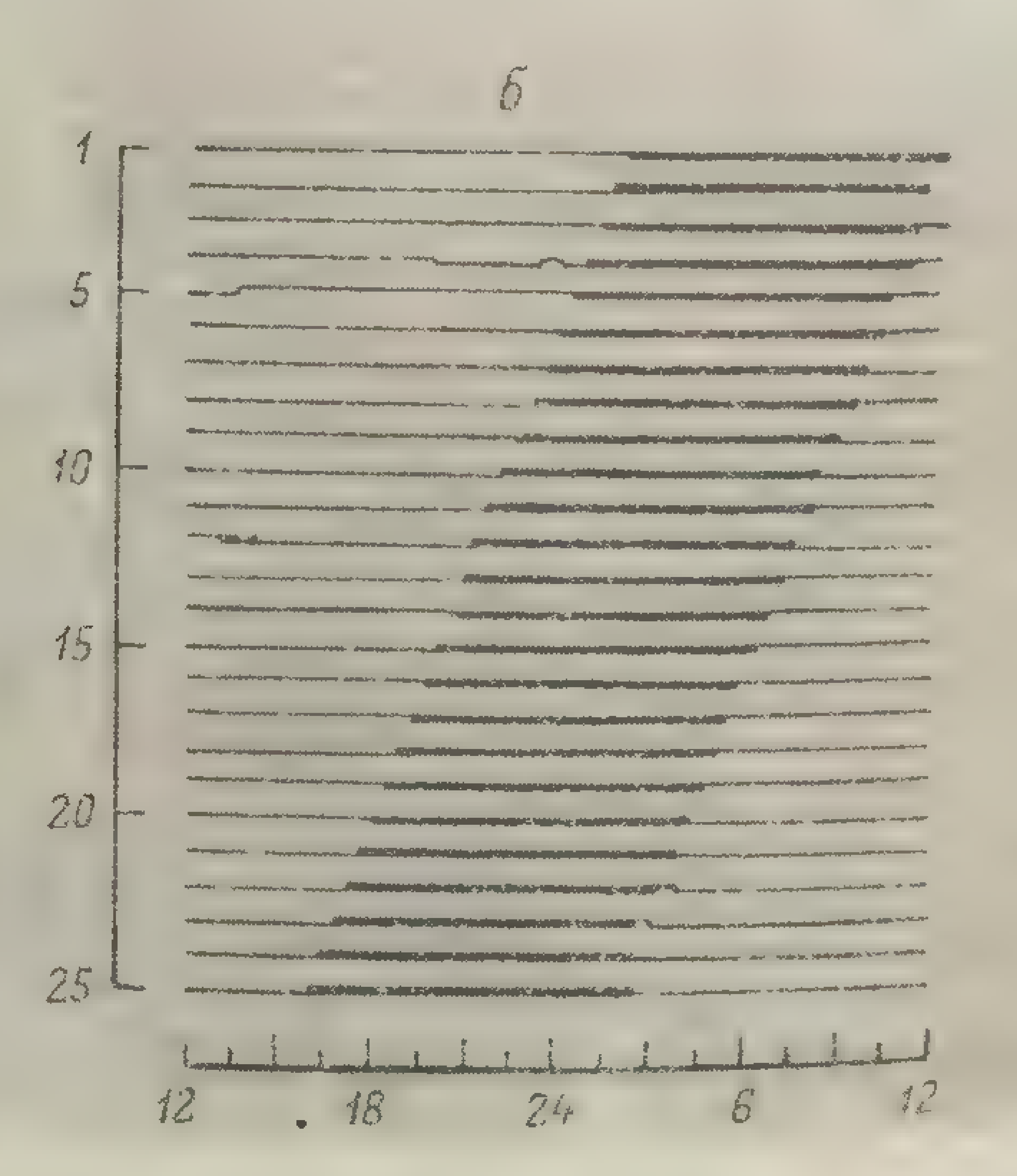


Рис. 42. Ритм двигательной активности у оленьей мыши (*а*): дневной вид, при постоянном освещении, и у летяги (*б*): ночной вид, при постоянной темноте (по: De Coursey, 1960).

Ритм сохраняется, но происходит смена фаз в противоположном направлении. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — порядковые номера опытов.

новке ритмов активности ночных животных. Для дневных животных большее значение имеет рассвет (Сегаль, 1956; De Coursey, 1961).

Из опытов, проведенных на животных, можно сделать вывод, что регуляция циркадного ритма не является следствием только экзогенного — внешнего или только эндогенного — внутреннего факторов. Это результат сложного взаимодействия, получившего в нашей отечественной литературе название сложных форм поведения или сложнорефлекторной деятельности (Быков, Слоним, 1960; Слоним, 1965).

ЦИРКАДНЫЕ (СУТОЧНЫЕ) РИТМЫ У ЧЕЛОВЕКА

Экспериментальное изучение суточных ритмов у человека и особенно суточного ритма температуры тела уже давно показало, что смещения фазы при изменении образа жизни (например, при работе в ночную смену) обычно не происходит, и у человека сохраняется ритм, характерный для данной широты местообитания. Эти факты уже давно позволили высказать предположение, что у человека с его сознательной деятельностью и наличием второй сигнальной системы суточный ритм определяется социальными связями, что коренным образом отличает его ритм от ритма у животных. Поэтому только полная изоляция человека от факторов внешней среды, изоляция его от земного времени (ориентировки по часам суток) или переезды в широтном направлении позволяют направленно изменить фазы суточной кривой.

Если для животных так называемым датчиком времени (Zeitgeber) является в основном смена освещения (свет—темнота или темнота—свет и сумеречное освещение как переход между этими фазами), то для человека само знание — ориентировка во времени является датчиком, синхронизирующим ритм организма с ритмом окружающих условий жизни (Быков, Слоним, 1960; Слоним, 1961).

Только многолетняя постоянная работа в ночную смену и такой же систематический сон в дневные часы способен извратить у человека суточный ритм. Такие данные были получены на путевых рабочих метро в Ленинграде и в Москве (Брандт и др., 1960; Гамбашидзе, 1964).

С другой стороны, беспорядочный режим сна и бодрствования, связанный с выполнением профессиональной работы (паровозные машинисты) не приводит к каким-либо изменениям суточного ритма температуры тела и других физиологических функций (Брандт, Марголина, 1954). При таком режиме работы у человека вырабатывается удивительная способность засыпать в любое время суток, вне зависимости от предшествующего периода сна или бодрствования, но ритм физиологических функций синхронизируется с ритмом окружающей жизни и земным временем. С этой стороны

большой интерес представляет серия исследований, проведенная в условиях изоляции человека или группы людей. Опыт состоит в том, что человек (или группа лиц) поселяется на длительное время в изолированном бункере, под землей. В помещении поддерживается строго постоянная нормальная температура воздуха и степ, нормальный состав воздуха и т. д. В этих условиях создается по инициативе экспериментатора различный режим смены дня и ночи, круглосуточное освещение, различные режимы деятельности и т. д.

Ашофф и сотр. (Aschoff et al., 1969) изучали у 10 человек циркадные ритмы, связанные с воздействием искусственного цикла смены света и темноты с сумеречными переходами. Датчик времени — часы смены освещения — устанавливался на периоды больше или меньше 24 час. Три из семи испытуемых полностью синхронизировались с периодом $26^{2}/_{3}$ часа; у двоих имела место синхронизация с ритмом активности, но не с ритмом ректальной температуры (внутренняя десинхронизация), и двое полностью десинхронизировались. Один из пяти субъектов следовал периоду датчика времени, равному $22^{2}/_{3}$ часа, но только в ритме активности, тогда как все остальные были полностью десинхронизированы. Эти эксперименты показывают, что искусственный цикл смены света и темноты у людей синхронизирует циркадные ритмы только с периодами, близкими к 24 час. Синхронизация ритма активности происходит в более широком диапазоне, чем ритм температуры тела.

В опытах Вевера (Wever, 1970) в условиях строгой изоляции изучались циркадные ритмы у 8 человек при воздействии искусственного цикла смены света и темноты с периодом 24 часа. Ни один из испытуемых не синхронизировался с этим датчиком времени, и у всех у них образовались автономные ритмы (в режиме свободных колебаний). В отличие от этого режима 16 человек жили при воздействии того же самого режима смены света и темноты, но смена заканчивалась звуком гонга с регулярными промежутками. Наблюдалась полная синхронизация. При каждом звуке гонга испытуемые должны были давать пробу мочи и выполнить определенное задание. Эта разница в результатах показывает, что искусственный цикл смены света и темноты является очень слабым датчиком времени; он становится эффективным, если завершается акустическими сигналами, которые воспринимаются испытуемыми как социальные контакты. Отсюда автор делает вывод, что для человека «социальные» датчики времени более эффективны, чем «физические» (рис. 43).

Исследование циркадных ритмов в физиологии человека предполагает наличие многих механизмов. Так, у человека, помещенного в постоянные условия, периодичность максимальной температуры тела и образования воды, кальция и натрия в моче не обязательно совпадает с периодичностью пробуждения и засыпания (Aschoff, 1965). Ритмы в режиме свободных колебаний у че-

ловека могут быть обнаружены, если его содержат в изоляции или если все сигналы из внешней среды об истинном времени исключены. В этих условиях создается ритм в режиме свободных колебаний для всех компонентов, причем различные компоненты сохраняют свои фазовые соотношения. При этом, однако, может возникнуть диссоциация между отдельными функциями. Например, ритмы активности и покоя могут отклониться от ритма температуры тела. Это может произойти также, когда показания различных датчиков времени сталкиваются между собой (например, время освещения и время земное) или если два датчика, сохраняющих 24-часовой ритм, находятся не в фазе (например, общественный и рабочий цикл у работающих в ночную смену). Шахтеры, работающие в ночную смену, ведут себя как ночные животные в отношении экскреции натрия и как дневные — по экскреции воды. Ашофф (Aschoff, 1970) предполагает, что существует возможность характеризовать угрозу для здоровья человека в окружающей среде при нарушениях ритма суток. Учитывая то обстоятельство, что среда жизни человека состоит из строгих временны́х программ и что временна́я организация организма соответствует этим программам, возникающие здесь стрессы можно разделить на: а) непрерывный стресс, б) случайный стресс и в) запрограммированный стресс.

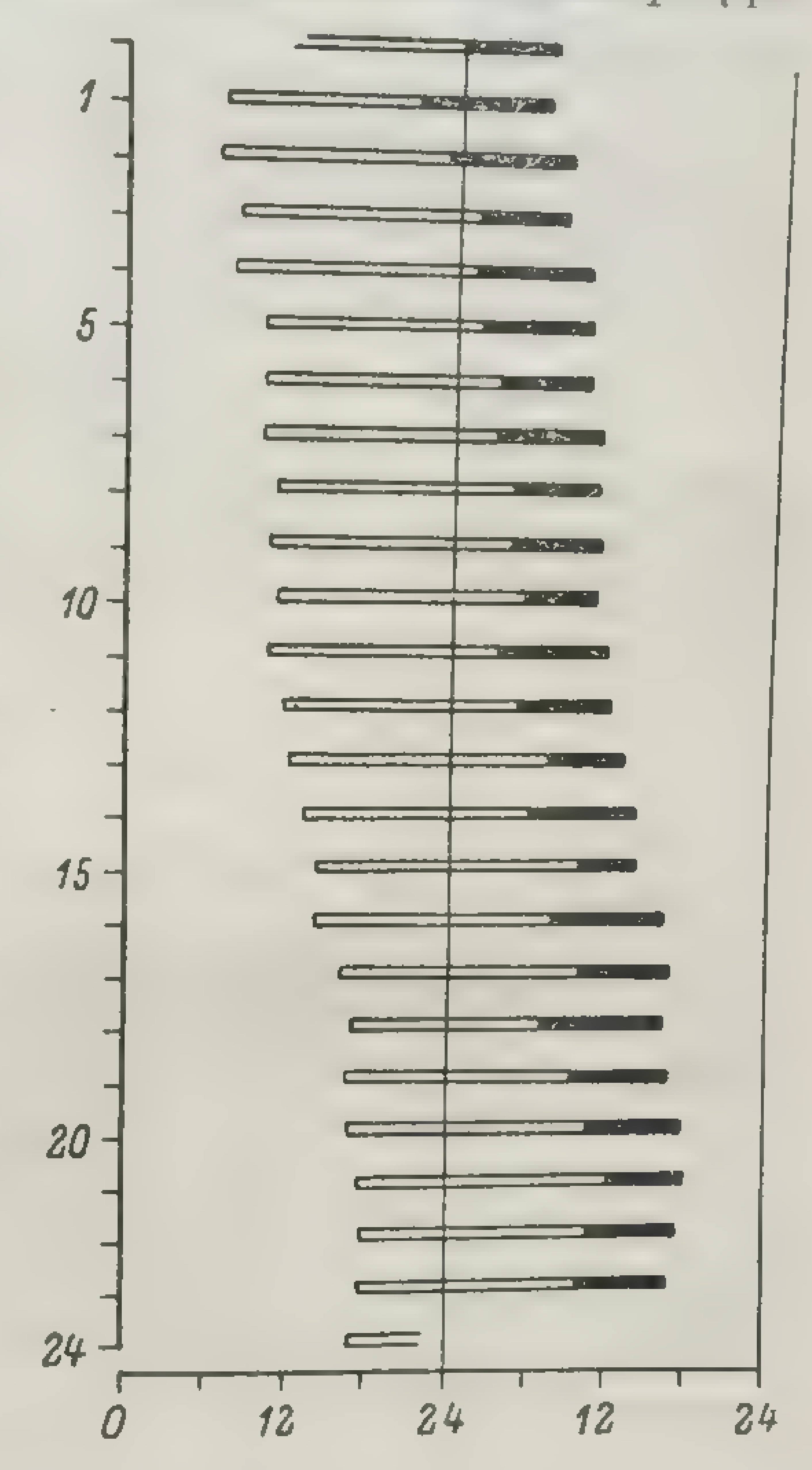


Рис. 43. Периодика активности человека в течение 23 дней пребывания в бункере (по: Rieger, 1970).

Последовательные периоды расположены один под другим в порядке возрастания времени. *Черные отрезки* — активность, *белые* — покой. *Цифры по горизонтали* — часы суток; *по вертикали* — дни опытов.

Стрессы всех трех категорий переплетаются с ритмической структурой биологических процессов, и их воздействие целиком зависит от этой структуры. Стресс сопутствует ситуации, к которой организм еще не адаптировался и которая выходит за пределы

его способности к физиологической адаптации. Однако воздействие этого стресса в разное время будет различным вследствие периодически меняющейся реактивности организма. Наличие адаптивных циклов внутри организма означает, что организм запрограммирован таким образом, чтобы делать «должное в должное время» и быть заранее подготовленным к обстоятельствам, которые возникнут в запрограммированной среде. Поэтому стресс можно определить не только как «ненормальную» ситуацию, но и как в других отношениях «нормальную» ситуацию в несоответствующее время. Продолжая эту мысль, можно сказать, что «нормальная» окружающая среда может явиться стрессом, если организм делает «должное не в то время» или если он не справляется с тем, что ожидается от него программой окружающей среды (Aschoff, 1970).

Циркадные ритмы основаны на состоящей из множества циклов колебаний системе, которая для сохранения организма в здоровом состоянии должна быть внутренне синхронизирована. Эта внутренняя синхронизация, по-видимому, зависит, по крайней мере частично, от влияний датчиков времени, устанавливающих фазу. Это означает, что организму необходима периодически меняющаяся окружающая среда, обеспечивающая его достаточно мощными датчиками времени. До настоящего времени еще недостаточно известна активность абиотических, биотических и социальных факторов как датчиков времени для человека, так же как и последствия более длительного состояния внешней или внутренней десинхронизации. Весьма важно с этой точки зрения и то, что организм в каждый час дня является разной физиологической системой. Влияние стресса в значительной степени зависит от фазы, на которой он встречается с этой, в разной мере синхронизированной циркадной системой. Влияния длительно продолжающихся стрессов могут также зависеть от степени, в какой они сталкиваются с механизмами, синхронизирующими циркадную систему с датчиком времени. Таким образом, любая физиологическая характеристика напряжения стресса должна учитывать временну́ю организацию как организма, так и окружающей среды.

Значение исследования циркадных ритмов у человека очень велико и по существу открывает новую страницу в физиологии и в клинике. Особенный интерес приобретает в этой связи исследование типов суточных кривых различных физиологических функций, отражающих не только взаимоотношение синхронизируемых функций, их циркадную организацию, но и, таким образом, состояние организма человека.

Основанием для использования циркадных ритмов при оценке физиологического состояния человека является то обстоятельство, что четкая смена деятельности и активности, сна и бодрствования в разной степени отражается на сопутствующих им в разных фазах ритмах физиологических функций. Это рассогласование

функций, температуры тела, частоты пульса, содержания натрия в крови, возбудимости двигательного аппарата и т. д. находит свое выражение и в изменении конфигурации кривых, отражающих суточный цикл.

Смещение фаз и сдвиги в конфигурации кривых явились основанием для использования суточного ритма как критерия утомления при выполнении физической и особенно умственной работы (Руттенбург, 1966; Руттенбург, Слоним, 1976). Характерным для умственного утомления явилось смещение ночного снижения функций, что можно рассматривать как запаздывающее во времени, продолжающееся возбуждение, приходящееся на ночные часы. Это сопровождается плохим сном, поздним снижением возбудимости центральной нервной системы в ночные часы; рассогласование двигательной активности при работе в ночные смены также приводит к таким нарушениям циркадной организации физиологических функций. Так называемая ломка смен является тем фактором, который обеспечивает — на основе такого датчика времени, как ритм социальной жизни человека, — синхронизацию циркадных ритмов.

ЦИРКАННЫЕ (СЕЗОННЫЕ) РИТМЫ

Ритмические изменения поведения организма с периодом около одного года получили за последнее время название цирканных, по тому же принципу, что суточные — циркадных. Здесь так же, как и у циркадных ритмов, можно предполагать наличие свободных колебаний с периодом около года, хорошо поддерживаемых циклическими изменениями в гормональных системах, включая гипофиз, половые железы и щитовидную железу.

В ряде исследований показано, что такие поведенческие акты, как поиск полового партнера, построение гнезд, деятельность, связанная с выращиванием молодняка, запасание корма и некоторые другие формы врожденного поведения, четко приурочены к определенным сезонам года и повторяются с годичными интервалами времени.

Вместе с тем все перечисленные врожденные формы деятельности, а равно и двигательная активность (измеренная суммарно за сутки), также подверженная ярко выраженным сезонным колебаниям, в значительной мере зависят от сезонных колебаний освещения, температуры, возможности добывания пищи и т. д. Следовательно, самый сезонный цикл лишь в известной мере можно рассматривать как вызываемый внутренними — эндогенными факторами, а в большей мере — внешними стимулами.

С этой стороны представляют интерес данные, полученные на животных, которые при содержании в постоянных условиях освещения, температуры среды и питания поддерживают годичный цикл изменения физиологических функций.

Такие циклические изменения были обнаружены в отношении основного обмена веществ при содержании животных — крыс, собак — в постоянных условиях (Maignon, Guilhon, 1931; Исаакян, Избинский, 1951). Также обнаружены циклические годичные (цирканные) изменения активности щитовидной железы у зимоспящих грызунов — длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus*), краснощекого суслика (*Citellus erythrogenis*) и азиатского бурундука (*Eutamias sibiricus*) при круглогодичном содержании их в условиях комнатной температуры (Михневич, 1971, 1972).

Между циркадными и сезонными ритмами у животных существуют определенные зависимости. Они заключаются в том, что в характере активности животного на протяжении суток наблюдаются сезонные изменения (Eibl-Eibesfeldt, 1958). Амплитуда зимних циркадных ритмов активности мыши (*Apodemus sylvaticus*) и сони-полчка (*Glis glis*) меньше, чем в летнее время. У мышей (*Clethrionomys glareolus* и *Microtus arvalis*) в зимнее время основная двигательная активность перемещается на дневные часы (Ostermann, 1955).

В природных условиях при изучении циркадных ритмов мышей *Peromyscus maniculatus* было установлено, что весной суточные пики активности имели большую продолжительность и более высокую амплитуду, чем в зимнее время. Зимой олепьи мыши часто находились в полусонном состоянии и большая часть активности приходилась на ночное время. Весной суточные пики активности начинались до наступления темноты и продолжались всю ночь и 4—5 час. светлого времени следующего утра (Stebbins, 1971). У полевок видов *Clethrionomys gapperi* и *C. rutilus* при изучении в природных условиях в Канаде суточные пики активности весной были более длительными и интенсивными, чем зимой. Активность *C. rutilus* зимой была полифазной, а весной — ночной (Stebbins, 1972).

Роль внутренних и внешних факторов в образовании этих индивидуальных, видовых и сезонных различий в циркадных ритмах фактически не исследована. Значение внутренних факторов обнаруживается в эксперименте, в котором воспроизводятся короткие дни и долгие ночи зимнего времени для сравнения влияния их с влиянием долгих дней и коротких ночей (Aschoff, 1958, 1960). Периоды активности у мышей в зимние долгие ночи длительнее, чем в летние ночи. Но зимой активность начинается позднее (относительно захода солнца) и кончается раньше (относительно восхода солнца), чем летом, что позволяет предположить, что циркадный цикл на протяжении всего года до некоторой степени не зависит от внешних раздражений, вызываемых восходом или заходом солнца. Аналогичные сезонные изменения наблюдаются и во времени пробуждения птиц (Dunnet, Hinde, 1953). Имеются также данные о том, что интенсивность освещения как при постоянных, так и при изменяющихся усло-

виях может оказывать сильное влияние на интенсивность активности и на соотношение между активностью и покоем (Aschoff, 1958, 1960) (рис. 44).

Для изучения эндогенных цирканных (годичных) ритмов наиболее удобными оказались изменения активности животных в разные периоды зимней спячки, при впадении в нее и при выходе из нее. Для решения этой задачи ряд исследователей содержал сусликов длительное время в постоянных условиях освещения и температуры среды. Так, в исследованиях Пенджелли и Фишера (Pengelley, Fischer, 1963) торпидное состояние (зимняя спячка), потребление пищи и вес тела ряда сусликов *Citellus lateralis* регистрировались еженедельно в течение двух лет. При температурах окружающей среды 0, 21 и 35—38° и в постоянных условиях освещения у всех животных был обнаружен примерно одногодичный цирканный цикл изменения веса тела, который соответствовал ритму потребления пищи. При этих постоянных условиях освещения и температуры среды животные, подвергнутые воздействию температур 0 и 21°, впадали в зимнюю спячку, т. е. температура их тела понижалась почти до уровня окружающей температуры и они становились торпидными. При температуре среды 35—38° животные не впадали в спячку.

Зимнюю спячку нельзя было вызвать только одним лишением пищи, но она сильно задерживалась, если в клетках не было пищи ко времени ее окончания. Изменением длины суток можно очень незначительно изменить время наступления зимней спячки. Следовательно, зимняя спячка возможна только на определенной стадии цикла, характеризуемого прежде всего весом тела. На циклические изменения веса тела можно воздействовать окружающей температурой 35—38°. Помещая животных на разные сроки в условия высоких температур, можно добиться того, чтобы животные впадали в зимнюю спячку летом и были активны зимой. Однако изменением только освещения не удалось изменить сдвиг фазы веса тела, а следовательно и зимней спячки. Эндогенный цикл поведения (бодрствования и спячки) тесно связан и с изменениями обмена веществ. Как видно из рис. 45, обмен веществ имеет также годичный цикл и поддерживается ритмом потребления пищи и веса тела (Armitage, Schulenberger, 1972).

Наличие четко выраженного цирканного (эндогенного) сезонного ритма удалось показать только у золотистого суслика. При этом сроки наступления и окончания зимней спячки определяются сигналами из внешней среды, главным образом изменениями окружающей температуры и веса тела животного. У других видов зимоспящих таких четких зависимостей пока проследить не удается (Pengelley, 1967). Обращает на себя внимание закономерное повышение активности во время спячки (частота пробуждений) от осени к зимнему минимуму и к весеннему максимуму (Pengelley, Fischer, 1966).

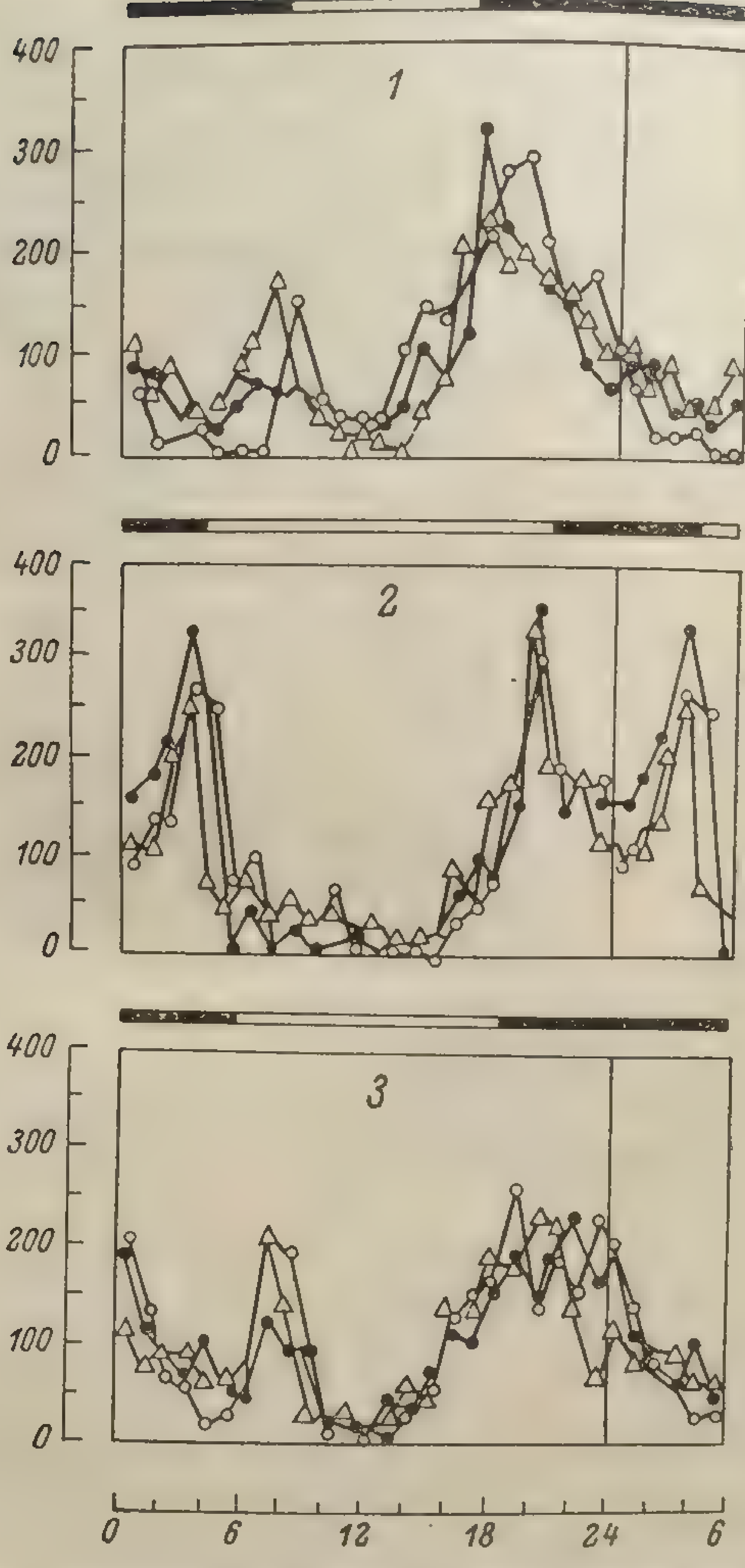
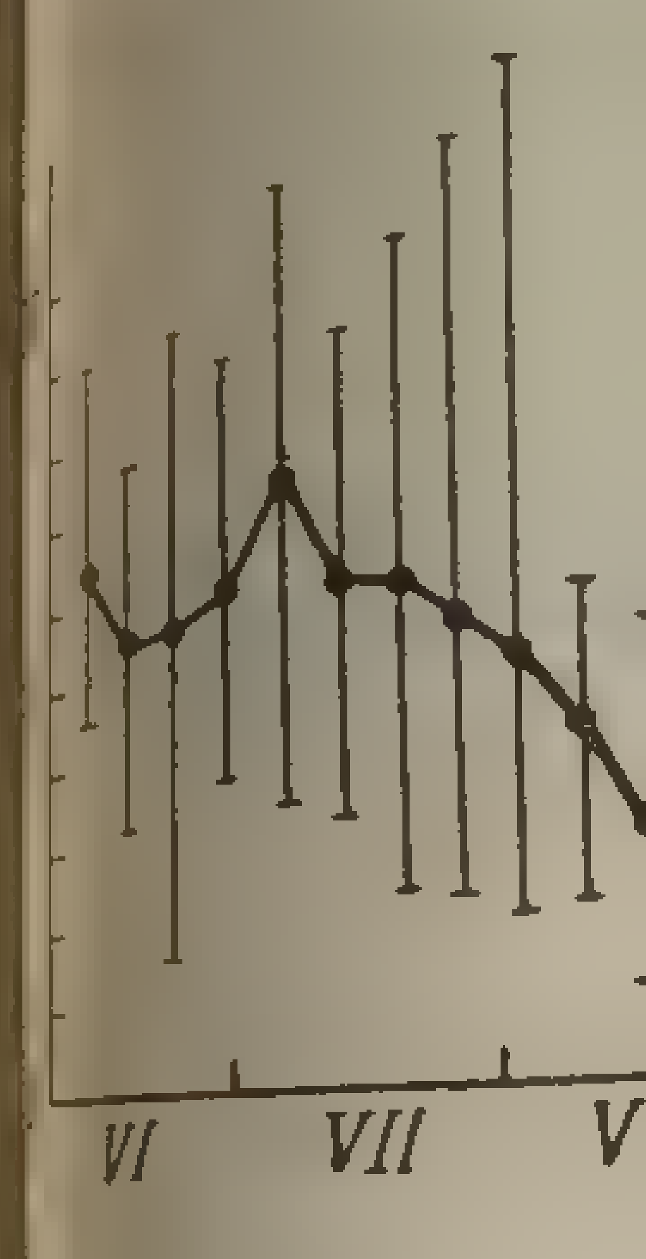


Рис. 44. Активность трех мышей в разные сезоны года (по: Aschoff, 1958).

Черные и *белые* отрезки над каждым графиком — примерное время воздействия дневного света и темноты. *1* — 13—23 января; *2* — 25—29 мая, *3* — 8—20 сентября. *По оси абсцисс* — часы суток; *по оси ординат* — уровень активности.



Более поздние исследования на рожденных в лаборатории сусликах и бурундуках уточнили основные выводы работ Пенджелли и Фишера. Была обнаружена связь между «готовностью» к пробуждению суслика и размножением. Очень важно отметить, что цирканные ритмы, благодаря поправкам из внешней среды, позволяют животным синхронизировать ритм с изменениями в природе и, в частности, с наличием пищи, наступлением холодов и т. д. (Heller, Poulson, 1970). Размножение при этом играет роль своеобразного датчика времени для цирканного цикла. Один период размножения является отправной точкой, от которой на-

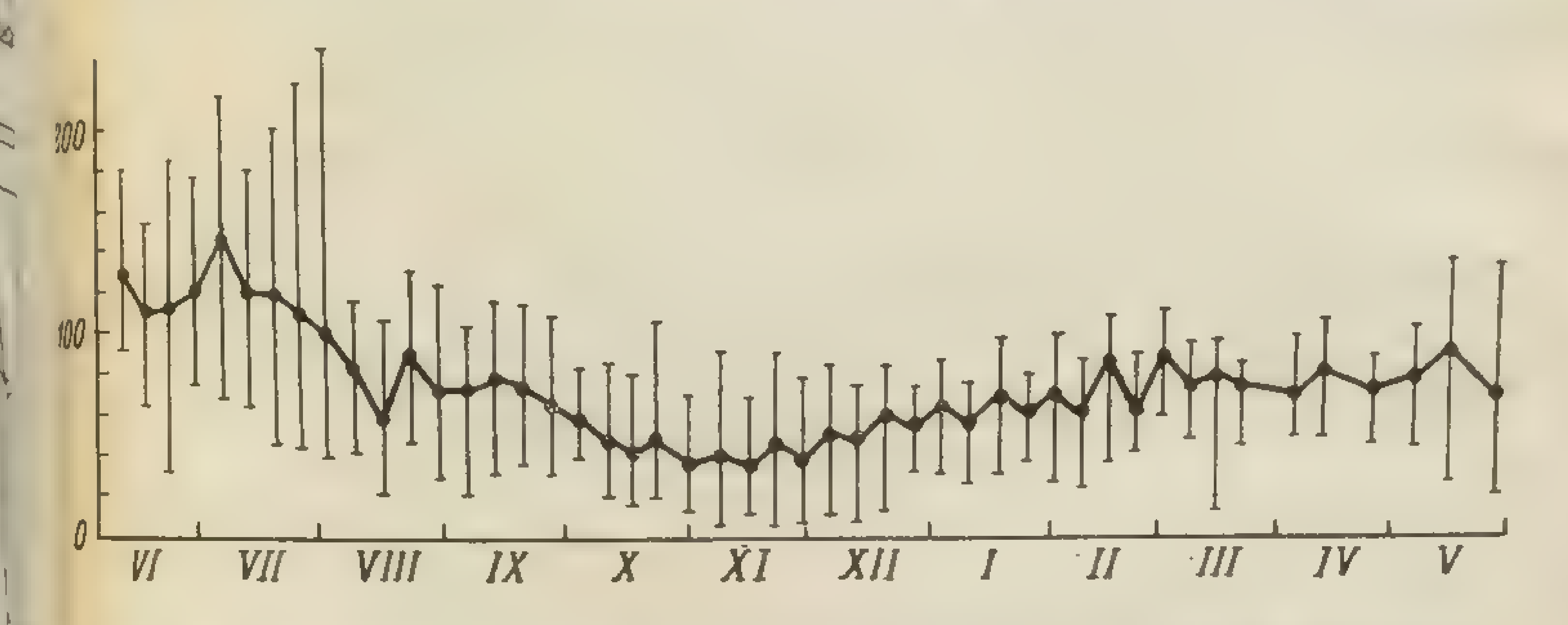


Рис. 45. Сезонные изменения потребления корма у 13-полосных сусликов (освещение 12 час., темнота 12 час.; температура помещения 19—22° С) на протяжении года (по: Armitage, Schulenberger, 1972).

По оси абсцисс — месяцы; *по оси ординат* — потребление корма, г.

чинается отсчет нового цирканного периода, т. е. нового годичного цикла (рис. 46).

Следовательно, в настоящее время имеются все основания считать доказанным наличие эндогенного цирканного ритма у зимоспящих. Этот цирканный ритм имеет период несколько более 300 дней, т. е. приближается к годичному ритму. Точная синхронизация этого ритма с экзогенным, сезонным, происходит благодаря разным воздействиям, из числа которых, кроме температуры и наличия воды, весьма важным является питание. Исследования Н. И. Калабухова (1969) показали, что в организме зимоспящих в течение активного периода происходит непрерывное накопление токоферола — вещества, угнетающего уровень окислительных процессов и терморегуляцию. Этот процесс наряду с эндогенным ритмом и является, вероятно, главным стимулом перехода от бодрствования к спячке и наоборот. Следует, однако, отметить, что у разных видов животных впадение в спячку вызывается разными агентами внешней среды (большей частью еще

не изученными), и поэтому изложенные здесь положения можно принимать только как самую общую схему регулирования активности животных на протяжении годичного цикла.

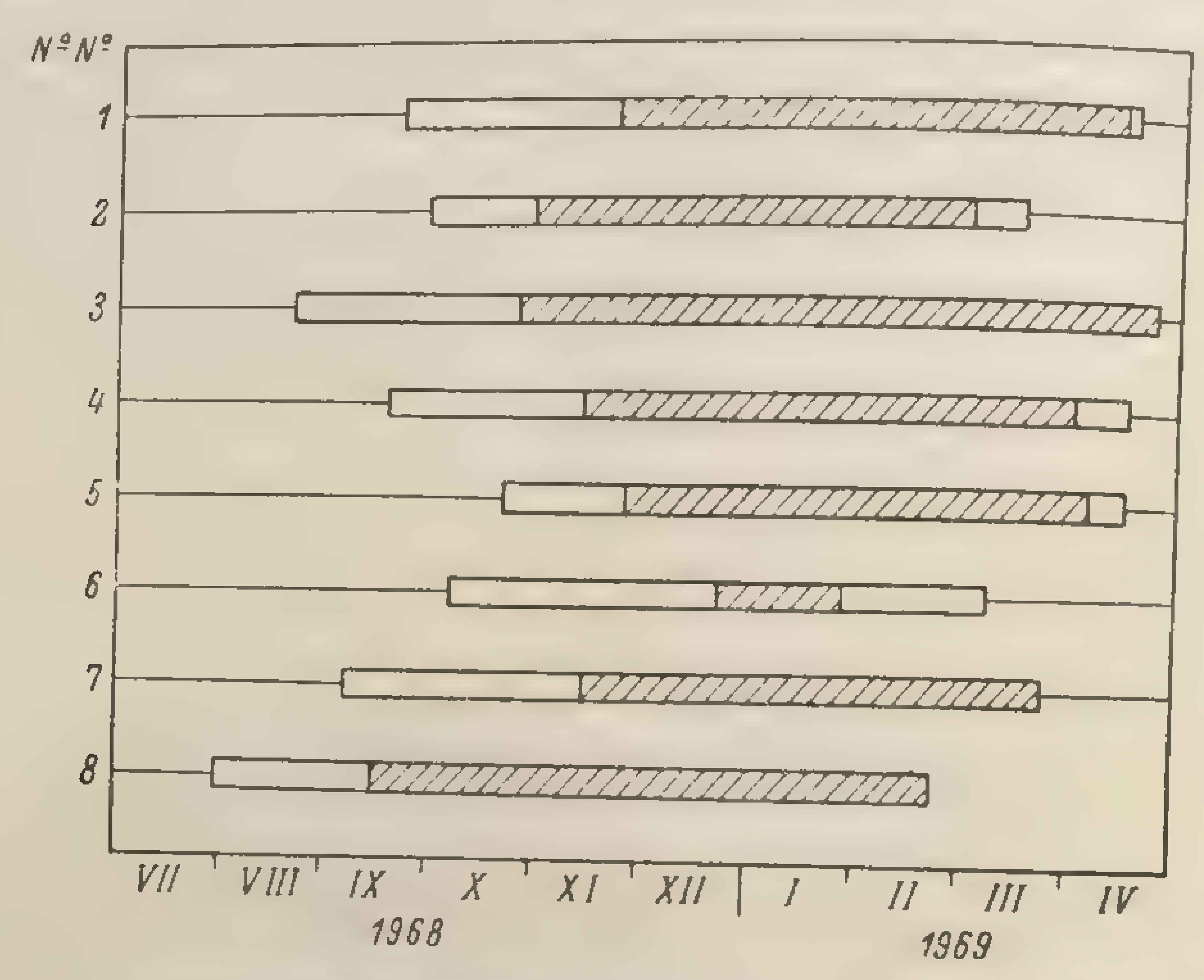


Рис. 46. Цирканные ритмы активности у рожденных в лаборатории сусликов (*Citellus Lateralis*) №№ 1—6 и их родителей, рожденных в природе, №№ 7, 8 (по: Heller, Poulson, 1970).

Заштрихованные отрезки — период спячки, *белые* — активности. *По оси абсцисс* — месяцы; *по оси ординат* — порядковые номера животных.

ПРИЛИВНЫЕ И ЛУННЫЕ РИТМЫ

Способность прибрежных — литоральных организмов приспосабливаться к периодическим влияниям приливов и отливов: к смене условий дыхания и передвижения (водная и воздушная среды), механическим ударам волн, изменениям водного обмена в связи с опреснением и испарением уже давно привлекала внимание исследователей. Цикличность приливных явлений, их строгое соответствие фазам луны послужили основой для формирования в эволюции своеобразной группы ритмов. Хотя способность литоральных организмов «предвидеть» предстоящие приливы и отливы была известна давно, систематические исследования в этом направлении начаты были лишь в связи с проблемами современной биоритмологии.

Первые наблюдения над приливными ритмами были сделаны французскими исследованиями (Bohn, 1903; Bohn, Piéron, 1906; Piéron, 1906, 1908), установившими, что извлеченные из природы актинии (*Actinia equina*) распускаются и сжимаются в ак-

вариуме в часы прилива и отлива. Было также показано, что реакции актиний несколько сдвинуты вперед по фазе, что позволило назвать эту форму поведения предваряющей реакцией. Приливные ритмы обнаружены были также у червей, моллюсков, крабов (Фингерман, 1964).

Имеется много доказательств того, что для морских организмов лунные и приливные изменения являются сдвигами окружающей среды, сравнимыми по экологической значимости со сменой дня и ночи для наземных организмов. Так, например, распространенными являются месячные или двухнедельные циклы размножения (Korringa, 1957) и некоторые из них, подобно циклам у червей палоло (Caspers, 1961), очень ярки в своих проявлениях и полностью могут быть предсказаны. Поскольку приливы связаны с луной, синхронизация таких циклов размножения в природных условиях одновременно коррелируется как с лунными, так и с приливными циклами. Поэтому вопрос о том, служит ли луна или прилив основным синхронизирующим агентом и являются ли эти циклы эндогенными или экзогенными, может быть решен только в эксперименте.

Первым лабораторным исследованием такого рода была работа Хауэншильда (1964), показавшего, что месячные циклы размножения полихеты *Platinereis dumerilii* не только сохраняются по меньшей мере на протяжении двух циклов при постоянных условиях, но могут быть образованы и усвоены при помощи тусклого искусственного освещения в ночное время. Это заставило предположить, что лунный свет, а не какой-либо приливный фактор, является в природе синхронизирующим агентом. Наблюдалось, что период этих стойких ритмов отклоняется от истинного лунного периода, причем это отклонение зависело от условий предыдущего эксперимента. Подобные же результаты были получены для морской водоросли *Dictoyota dichotoma* (Bünning, Müller, 1961).

Давно уже известно (Bohn, 1903), что в дополнение к этим двухнедельным или месячным циклам размножения у некоторых организмов, обитающих в межприливных районах, обнаружены поведенческие ритмы, коррелируемые с суточными колебаниями приливов, и что эти ритмы сохраняются в течение нескольких дней после того, как организм извлекается из-под непосредственного влияния приливов. Четко очерченный приливный ритм наблюдал Найлор (Naylor, 1958). Им изучался ритм двигательной активности краба *Carcinus maenas,* который первоначально хорошо коррелировался во времени с приливами.

Величина активности, обнаруживаемая у свежеотловленных крабов во время данного приливного цикла, по-видимому, тоже изменяется со временем дня, на которое приходится максимум приливной волны, причем максимум прилива в ночное время вызывает бо́льшую активность, чем дневной максимум. Интенсивность этого ритма в постоянных условиях лаборатории умень-

шалась настолько заметно, что после 3—6 дней он становился неузнаваемым. Ввиду того, что в этом ритме не отмечалось явного отклонения от приливной частоты в течение тех нескольких дней, когда за ним можно было наблюдать в постоянных условиях, возможность его экзогенного происхождения нельзя исключить полностью. Последующие эксперименты (Naylor, 1960; Bünning, Müller, 1961) показывают, что при искусственном режиме смены света и темноты в лаборатории активность этого вида следует предлагаемой периодичности освещения и что после возвращения в постоянные условия у таких животных обнаруживается слабый стойкий ритм с периодом несколько больше 24 час.; это было истолковано Найлором как возвращение к эндогенному приливному ритму. Энрайт (Enright, 1963) наблюдал четкий приливный ритм плавательной активности у *Synchelidium* — небольшого рачка-амфипода на песчаном побережье Южной Калифорнии. В лабораторных условиях такой ритм сохраняется в течение нескольких дней. В этом районе, где в сутки бывает по два прилива, часто различающихся по амплитуде, приливы иногда отклоняются от 12.4-часовой периодичности более чем на 3 часа, и эти отклонения не коррелируются непосредственно с нерегулярностями в лунном зените и надире. Поэтому на данном побережье биологический ритм активности не может непрерывно коррелироваться как с луной, так и с приливами. Интенсивность и временны́е соотношения ритма активности, проявляемого в лабораторных условиях свежеотловленными амфиподами, так близко следуют нерегулярностям приливного режима, что можно почти наверняка утверждать, что ритм этот усваивается в полевых условиях под прямым воздействием приливов, а не луны или каких-либо других геофизических переменных, связанных только с высотой луны. Кроме того, поскольку ритм амфиподов в лабораторных условиях имеет более долгий период, чем приливный, можно сделать вывод, что этот ритм имеет эндогенное происхождение.

У популяций ракообразных *Excirolana chiltoni*, также живущих на песчаных побережьях, обнаружена ритмическая плавательная активность в лабораторных условиях (Klapow, 1972). Период, лежащий в основе этого ритма, приближается к двойному приливному интервалу, равному 24.8 часа, а не к приливному интервалу в 12.4 часа. При этом отмечена активность трех видов: 1) дневная активность с одним пиком активности каждый день; 2) полудневная равномерная активность с двумя пиками равной интенсивности; 3) полудневная неравномерная активность с чередованием пиков высокой и низкой активности. Способность выполнять каждый из этих видов активности свойственна отдельным особям.

Особенность активности, наблюдаемая в каждом данном эксперименте, отражала форму волны прилива в день, предшествующий помещению популяции в лабораторию. Воспроизведение дей-

ствия волны в лаборатории может сдвинуть фазу существующего ритма популяции и может вызвать ритмическую активность ранее аритмичной популяции. Предъявление одного раздражения в день вызывает дневную активность, а двух раздражений — полудневную активность. Влияние таких искусственных турбулентных раздражений сохраняется в течение нескольких дней после их прекращения, что указывает на длительное следовое условнорефлекторное влияние этих раздражений на характер эндогенной активности (рис. 47).

Физическая среда межприливных организмов подвержена значительным колебаниям вследствие воздействия циклов смены дня и ночи и приливных циклов. Многие виды синхронизируются с этими регулярными и предсказываемыми изменениями в среде их обитания. Существует широко распространенная, хотя и не всеми признанная точка зрения, что координация поведенческих и физиологических процессов с этими ритмами во внешней среде обычно включает в себя действие эндогенных ритмов, сохраняющихся при постоянных условиях освещения и температуры в лаборатории.

Поведенческие ритмы, коррелирующиеся с суточными колебаниями приливов и сохраняющиеся в течение нескольких дней при отсутствии приливов в лаборатории, известны уже в течение многих десятилетий. Тем не менее исследования циркадных ритмов, которые обычно синхронизируются с 24-часовым циклом дня и ночи и приближаются к нему по длине периода, значительно превзошли количественно исследования приливных ритмов и внесли большой вклад в современные знания эндогенных механизмов отсчета времени.

С усовершенствованием экспериментальной техники и открытием ряда видов с ярко выраженными и во многих случаях чрезвычайно стойкими приливными ритмами (Enright, 1963; Morgan, 1965; Barnwell, 1966; Fincham, 1970; Jones, Naylor, 1970) знания о приливных ритмах в частности и об эндогенных ритмах вообще сильно расширились. Кроме того, с открытием эффективных синхронизирующих агентов для приливных ритмов (Enright, 1965; Jones, Naylor, 1970) стали возможны экспериментальные исследования в строго контролируемых условиях.

Одной из основных трудностей, связанных с изучением ритмических процессов в межприливных организмах, является та, что циклы, к которым они адаптированы, крайне сложны. Некоторые исследователи обнаружили, что эндогенные ритмы, соответствующие как суточным, так и приливным циклам, у некоторых видов действуют одновременно и дают общий выход (Brown et al., 1953; Bennet et al., 1957; Chandrashekaren, 1965; Palmer, 1967). Формы волн процессов, изучаемых этими исследователями, — изменения окраски, дыхания и двигательной активности — являются, по-видимому, результатом самостоятельных ритмов, период которых отличается лишь в незначительной степени, и поэтому часто

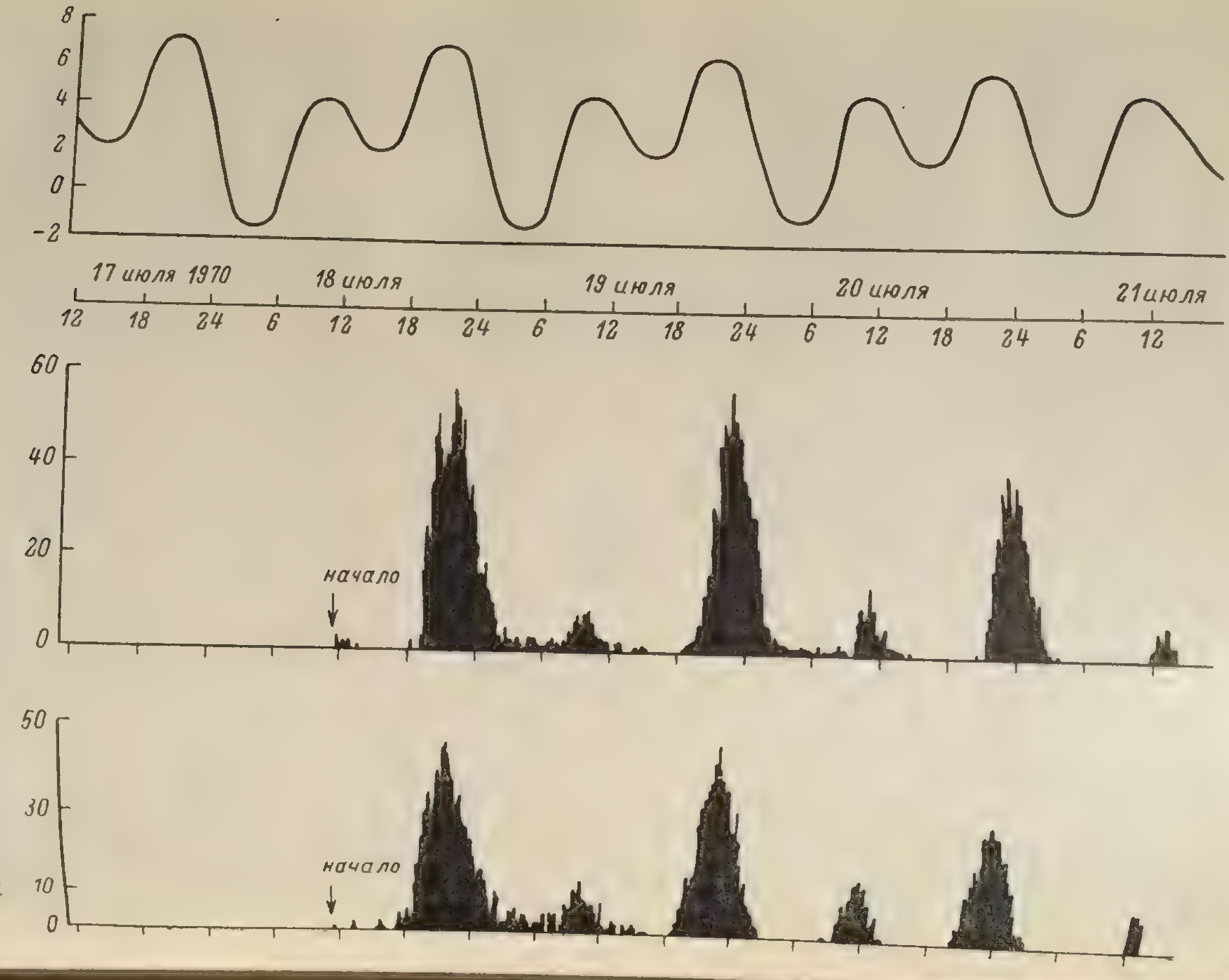


Рис. 47. Ритмы активности у свежеотловленных ракообразных *Excirolana* в лаборатории. Две популяции по 93 особи (по: Klapow, 1972).

Амплитуды периодов высокой воды в полевых условиях совпадают с повышением активности ракообразных. *Вверху* — приливы, *внизу* — активность ракообразных. *По оси абсцисс* — дата наблюдений и часы суток; *по оси ординат*: *вверху* — высота приливов, футы; *внизу* — число плавающих ракообразных.

трудно объективно отделить приливные и циркадные компоненты. В недавней работе Энрайта (Enright, 1972) при изучении двигательной активности ракообразных *Excirolana chiltoni*, обитающих в приливной зоне, зарегистрирована крайне сложная эндогенная синхронизация как с приливными, так и лунными частотами. В течение двух месяцев наблюдения в постоянных условиях при отсутствии приливов у этих животных был обнаружен стойкий приливный ритм плавательной активности. Первоначально пики активности хорошо синхронизировались с максимумом прилива на побережье. Средний период свободных колебаний приливного ритма составлял около 24 час. 55 мин., т. е. был примерно на 5 мин. дольше, чем средний период приливов; таким образом, десинхронизация с соответствующими приливами была очень постепенной. Активность, приходящаяся на ее пик, заметно менялась, что давало изменение амплитуды, которая в деталях была подобной сложному лунному циклу изменений высоты максимального прилива. Период свободных колебаний двухвершинного «окололунного» ритма амплитуды был на один-два дня длиннее природного 29-дневного лунного цикла максимумов прилива. У свежесобранных *Excirolana* спонтанные пики активности обычно обнаруживаются во время максимума прилива. Эти пики повторяются как устойчивый приливный ритм, период которого обычно лишь на несколько минут отклоняется от периода природного приливного цикла. На приливный ритм накладывается эндогенный месячный цикл амплитуды, который изменяет самую активность во время пика. Период этого окололунного ритма колеблется между 26 и 33 днями и обычно приводит к максимальной активности в дни наивысшего прилива.

Плавательная активность межприливных рыб-бычков — *Coryphoblennis gulerita* (L), регистрируемая при естественном дневном свете и темноте, а также в полной темноте обнаруживает периодичность, которая синхронизируется с фазами приливного цикла. Из двух пиков активности, наблюдаемых ежедневно, первый обычно бывает бо́льшим, вызываемым слабым циркадным компонентом ритма с пиком, имеющим место поздним утром. Темнота оказывает небольшое угнетающее действие на активность. Предполагается, что этот ритм активности связан с питанием, т. е. повторяет активность ракообразных, о которых речь была выше (Gibson, 1970).

Существует мнение, что лунный периодический компонент в ритмических физиологических функциях неморских видов не играет существенной роли, за исключением особых случаев, связанных с теми видами, циклы размножения которых имеют некоторое отношение к лунному месячному периоду, или с теми, которые кормятся в межприливных районах (Brown et al., 1960). Однако лунные ритмы не ограничиваются влиянием на приливные организмы, где могут сочетаться влияния как самих приливов, так и лунного освещения. Имеются данные о влиянии фаз

луны на поведение наземных организмов, и наибольшее количество наблюдений проведено на насекомых.

Большинство исследователей принимают, что лунные ритмы поведения насекомых являются непосредственной реакцией на свет луны. Так, например, Вандерпланк (Vanderplank, 1941) показал, что активность (укусы) мухи цеце *Glossina pallidipes* имеет «лунный компонент». Он утверждает, что эти насекомые более активны в лунные ночи, чем в темные, и что они соответственно менее активны в дни, следующие после полнолуния.

Другие работы о лунной периодике у насекомых в значительной части ограничиваются сообщениями о количестве насекомых, летящих на свет или отлавливаемых засасывающими ловушками, а также роением некоторых насекомых при луне.

Данных об эндогенных лунных ритмах у насекомых очень мало; только в работе Хартланд-Роя (Hartland-Rowe, 1958) говорится о поденке *Povilla adusta* на оз. Виктория, которая регулярно появлялась в больших количествах на следующую ночь после полнолуния. По наблюдениям автора, этот ритм поддерживался и после 10-дневного содержания личинок в темноте, а у двух особей и после 6 недель.

Наиболее обстоятельное исследование в этом направлении было выполнено на личинках муравьиного льва (*Muyrmelon obscurus*).

В качестве критерия активности был принят объем ловчей ямки, вырываемой личинкой и служащей для улавливания насекомых, главным образом муравьев. Наибольший объем — пик активности — наблюдался в полнолуние, и таким образом удалось обнаружить месячный лунный (синодический) ритм (Youthed, Moran, 1969). В период новолуния часто отмечались вторичные пики активности. Низкие температуры подавляли этот синодический ритм. У муравьиных львов также наблюдается ритм активности «лунных суток» с пиком, наступающим через 4 часа после восхода луны. Сочетание этого ритма «лунных суток» с ритмом «солнечных суток» создает синодический ритм активности в рытье ямки. Этот синодический ритм и, следовательно, ритм лунных суток оказался эндогенным, поскольку он сохраняется в течение некоторого времени как при постоянном свете, так и в постоянной темноте. Было установлено, что лунный свет действовал как датчик времени или как фактор установки фазы для этих эндогенных ритмов (рис. 48).

Данные о влиянии лунных ритмов на организм позвоночных практически отсутствуют. В последние годы Клиновская (Klinowska, 1970, 1972) описала особенности лунной месячной активности золотистого хомяка (*Mesocricetus auratus*). Исследования проводились в условиях природного освещения и результаты их отличались от данных, полученных в условиях искусственного суточного цикла — 12 час. освещения, 12 час. темноты. Клиновская обнаружила зависимость между «солнечным» днем и «лун-

ным», влияние которых взаимно исключалось как бы в порядке своеобразной интерференции. Этот вопрос требует еще дополнительных исследований на материале животных с различной ориентацией суточного цикла — с дневной и с ночной активностью.

Несмотря на огромный материал, собранный в области биоритмологии, материал, достаточно хорошо описывающий ряд природных ритмов: суточных, сезонных, приливных, лунных, — до настоящего времени нет общей точки зрения на роль врожденных (эндогенных) и приобретенных (экзогенных) факторов в формировании и поддержании ритма. Многообразие рецепторов и сенсорных систем, периодическое раздражение которых может являться синхронизатором для проявления тех или других ритмических явлений в организме, очень велико. Кроме обычно изучаемых режимов освещения, температуры, питания, звуковых раздражителей здесь могут иметь значение колебания влажности, ионизации воздуха и многие другие трудноучитываемые факторы внешней среды, о чем речь была выше.

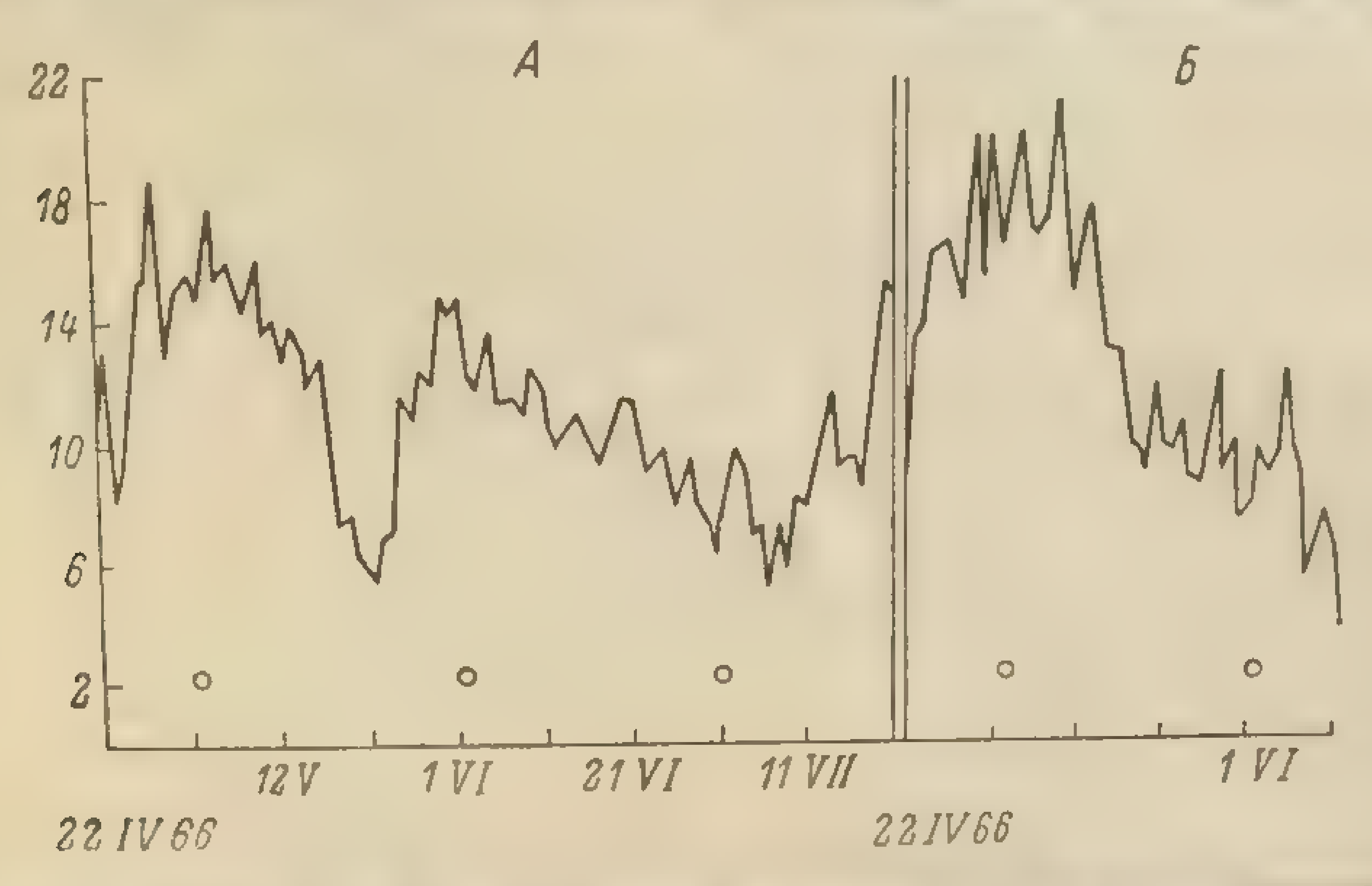


Рис. 48. Среднесуточный объем ямок, вырываемых личинками муравьиного льва *Myrmelon obscurus*, содержавшимися — в постоянной темноте (*А*) и при постоянном освещении — около 1500 лк (*Б*) (по: Youthed, Moran, 1969). Средние данные для 12 особей. *Кружки* означают полнолуние. *По оси абсцисс* — дата; *по оси ординат* — объем ямки, мл.

Другим вопросом, также остающимся малоизученным до настоящего времени, является прочность ритмов, создаваемых на основе воздействия тех или иных датчиков времени. В основе проявления отсчета времени у высших организмов лежат и широко распространенные условные рефлексы на время, обнаруженные и изученные в лабораториях И. П. Павлова. Эти явления можно воспроизвести по существу для любых интервалов времени — от нескольких минут до определенных часов суток, и они охватывают любые физиологические функции — двигательную актив-

ность, секреторные функции, сосудистую реакцию, уровень окислительных процессов в организме (Быков, Слоним, 1960). Прочность этих изменений функции организма очень значительна, и выработанные условные рефлексы на время с трудом подвергаются переделке (т. е. смене фаз) и угашению.

Однако нет никаких оснований сводить все проявления суточной (циркадной) периодики к образованию условных рефлексов на время. Способность к циркадной организации жизненных процессов прежде всего является генетически закодированной, и на этой генетической основе легко и прочно формируются ритмические процессы, связанные с земным временем. Именно способность к концентрации процессов возбуждения и торможения во времени и лежит в основе формирования любого ритма. Механизмы, обеспечивающие такую смену покоя и деятельности, весьма различны у разных видов и на разных уровнях эволюции.

В предисловии к книге Шванвича «Насекомые и цветы в их взаимоотношениях» И. П. Павлов (1926) писал, что вся деятельность животных может быть разделена на врожденную и приобретенную и что класс насекомых приобрел в процессе эволюции исключительную возможность к удержанию наследственных форм деятельности. Это положение И. П. Павлова характеризует не только его отношение к проблеме инстинкта (о чем была речь в гл. I), но и к тому, насколько приобретенные формы поведения — условные рефлексы, обучение могут иметь совершенно разное значение у разных представителей животного мира. Поэтому совершенно невозможно представить общую структуру ритмических явлений в организме — макроритмов, определяющих фазы активности и покоя, фазы повышенной и пониженной жизнедеятельности. Так дело обстоит, конечно, не только с циркадной организацией поведения, но и с другими формами ритмической организации.

Имеются факты (они были приведены выше), что сезонные циклы также имеют внутреннюю (эндогенную) организацию. Однако нет никаких сомнений в том, что на этот врожденный цикл, главным образом изменений эндокринных функций, накладывается мощный поток импульсов внешнего мира, корригирующий этот цикл. В довольно старой работе нашей лаборатории (Иванова, 1949) было показано, что переезд из Москвы на Черноморское побережье Кавказа в феврале—марте приводит к весеннему повышению основного обмена, которое в условиях Москвы наступает почти на два месяца позже (Быков, Слоним, 1960).

Нет никакого сомнения, что следы предшествующих ритмических процессов (регулируемых из внешней или из внутренней среды организма) еще длительное время ориентируют фазу ритмических сдвигов в организме. Эти следы изучены очень мало, и они заставляют обратить внимание на явления памяти — памяти, связанной с регуляцией и поведения и вегетативных функций в организме.

Вопрос об эндогенности ритмов остается дискуссионным по сей день (Brown et al., 1970), и нет оснований предполагать, что его решение может быть однозначным относительно всех представителей животного мира.

* *
*

Существование наследственной «субстанции» — механизма, обеспечивающего проявление циклических явлений в организме, едва ли подвергается сомнению. В пользу этого свидетельствуют многочисленные исследования всех видов биологических ритмов — циркадного, цирканного, приливного, лунного. Однако возможность автономного функционирования этой «субстанции» живой системы справедливо подвергается сомнению. Эти сомнения столь же основательны, как представления о функционировании «чистых» врожденных форм поведения.

Мы считаем необходимым еще раз высказать положение о том, что врожденным элементом здесь является способность живой системы концентрировать во времени активность и покой, различные уровни проявления жизнедеятельности. Ориентировка этих явлений по отношению к природным циклам всецело зависит от сигнальных факторов среды, являющихся врожденными или приобретенными «датчиками времени». Здесь уместно привести заключительное высказывание Брауна (Brown, 1964): «Никто не сомневается, что организмы имеют наследуемую систему, которая играет роль часов. Но беспрекословная уверенность в самостоятельности и полной автономности „живых часов“ всегда таит в себе возможность того, что мы охотимся за призраком».

ЛИТЕРАТУРА

Анохин П. К. 1968. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. Изд. «Медицина», М.

Арав В. И. 1972. Влияние естественной двигательной активности на содержание РНК в головном мозге золотистых хомяков. — Изв. СО АН СССР, т. 15, с. 169.

Арав В. И., Плюснина И. З. 1974. О роли запечатлевания в формировании материнско-детских отношений у овец. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., т. 10, № 4, с. 381.

Арав В. И., Понугаева А. Г. 1971. Изменение содержания нуклеиновой кислоты в новой коре и гиппокампе золотистых хомяков при деятельности запасания корма. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., т. 7, № 2, с. 200.

Архангельская Н. А. 1954а. О врожденных механизмах регуляции обмена веществ в связи с питанием. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. III. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 62.

Архангельская Н. А. 1954б. Регуляция обмена веществ в организме недоношенного ребенка после приема пищи. — Физиол. ж. СССР, т. 40, № 4, с. 431.

Архангельская Н. А. 1954в. Топография температуры кожи и суточная периодика температуры кожи и тела у новорожденных детей. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. III. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 177.

Архангельская Н. А. 1958а. Образование условного рефлекса на время кормления у новорожденного ребенка. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 142.

Архангельская Н. А. 1958б. Регуляция обмена веществ в связи с питанием у новорожденных животных. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 134.

Баскин Л. М. 1970. Северный олень. Экология и поведение. Изд. «Наука», М.

Баскин Л. М. 1972. Вопросы полевых исследований поведения млекопитающих. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 4.

Башенина Н. В. 1953. К вопросу о реакциях обыкновенной полевки на изменения температуры в термоградиентприборе. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 58, № 5, с. 11.

Беляев Д. К. 1962. О некоторых проблемах коррелятивной изменчивости и их значение для теории эволюции и селекции животных. — Изв. СО АН СССР, № 10, с. 111.

Беляев Д. К. 1963. Значение поведения животных в эволюционных преобразованиях их воспроизводительной функции. — В кн.: Физиол. основы сложных форм поведения. Реф. докл. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 12.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. 1964. Поведение и воспроизводительная функция животных. 1. Корреляция свойств поведения с временем размножения и плодовитости. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы отд. биол., т. 64, № 3, с. 5.
Беритов И. С. 1969. Структура и функции коры головного мозга. Изд. «Наука», М.
Беритов И. С., Ройтбак А. В. 1947а. Об электрических потенциалах спинного мозга лягушки. — Физиол. ж. СССР, т. 33, № 1, с. 49.
Беритов И. С., Ройтбак А. В. 1947б. Характеристика и происхождение электрических потенциалов спинного мозга лягушки. — Физиол. ж. СССР, т. 33, № 1, с. 29.
Бирюков Д. А. 1960а. Современные проблемы сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. — В кн.: Проблемы физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Медгиз, Л., с. 147.
Бирюков Д. А. 1960б. Экологическая физиология нервной деятельности. Медгиз, Л.
Брандт Э. И., Марголина О. И. 1954. Суточная периодика физиологических процессов при многофазном рабочем дне. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. III. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 190.
Брандт Э. И., Марголина О. И., Улитина А. И. 1960. Суточный ритм у работающих постоянно в ночную смену. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. V. Изд. АМН СССР, М.—Л., с. 151.
Бреслав И. С. 1970. Восприятие дыхательной среды и газопреферендум у животных и человека. Изд. «Наука», М.—Л.
Быков К. М. 1942. Кора головного мозга и внутренние органы. Киров.
Быков К. М., Слоним А. Д. 1949. Среда обитания и физиологические функции у млекопитающих. — Вестн. АН СССР, вып. 9, с. 41.
Быков К. М., Слоним А. Д. 1960. Исследования сложнорефлекторной деятельности животных и человека. Изд. АН СССР, М.—Л.
Вагнер В. А. 1924—1929. Этюды по сравнительной психологии. Л.
Васенко Е. Н. 1950. Экология и распространение сайгака. — Тр. заповедника «Барса кельмес». Алма-Ата, с. 38.
Веселкин П. Н. 1960. Об изменениях энергетического обмена при лихорадочных состояниях. — В кн.: Фосфорилирование и функция. ВИЭМ, Л., с. 327.
Владышевский Д. В. 1972. Поведенческие реакции птиц на элементы антропогенного ландшафта. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 18.
Войтонис Н. Ю., Тих Н. А. 1949. Онтогенез поведения у обезьян. — Тр. Сухумск. биол. станции АМН СССР, т. I. М., с. 164.
Волохов А. А. 1951. Закономерности онтогенеза нервной деятельности. Изд. АН СССР, М.—Л.
Воронин Л. Г. 1965. Курс лекций по физиологии высшей нервной деятельности. Изд. «Высшая школа», М.
Воронин Л. Г., Тушмалова Н. А., Данилова Р. А., Казеннова И. И. 1966. Сравнительно-физиологические данные о влиянии рибонуклеазы на условные рефлексы. — Матер. конф., посвящ. проблемам памяти. Пущино, с. 66.
Воронин Л. Г., Тушмалова Н. А., Казеннова И. И. 1968. К вопросу о роли рибонуклеиновой кислоты в процессе сохранения временной связи. Ж. высш. нервн. деят., т. 18, с. 3.
Выржиковский С. Н., Майоров Ф. П. 1933. Материалы к вопросу о влиянии воспитания на склад высшей нервной деятельности у собак. — Тр. физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, т. V, с. 171.
Гамбашидзе Г. М. 1964. О значении суточного ритма физиологических функций для оценки работоспособности при сменных и ночных работах. Автореф. канд. дисс. М.

Герасимов В. Д. 1958. Изменение двигательной функции у животных с различно развитой нервной системой при продолжительной их деятельности.— В кн.: Вопр. физиологии утомления и восстановления. Изд. «Наукова Думка», Киев, с. 195.
Григорьева М. Б. 1966. Влияние стайности на газообмен рыб. — Всес. совещ. по экол. физиологии рыб. Тезисы, М., с. 130.
Давидовская А. Е. 1971. Опыт определения рибонуклеиновой кислоты в изолированных нейронах Дейтерса и некоторых структурах мозга при игровой деятельности золотистого хомяка.— В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 85.
Данилова Р. А. 1969. Влияние разрушения рибонуклеиновой кислоты гиппокампа на цепные условные рефлексы крыс. — Ж. высш. нервн. деят., т. 19, № 3, с. 427.
Ердаков Л. Н. 1972а. О стереотипе поведения обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*). — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 170.
Ердаков Л. Н. 1972б. Циркадный ритм активности и питание водяной крысы и обыкновенного хомяка в условиях эксперимента. Автореф. канд. дисс. Новосибирск.
Жила Е. С. 1940. Терморегуляция у новорожденных животных (грызуны, хищные, приматы). — Физиол. журн. СССР, т. 28, вып. 3, с. 335.
Зеленый Г. П. 1923. О ритмических мышечных движениях. — Русск. физиол. ж., т. VI, вып. 1—3, с. 155.
Иванов К. П. 1962а. О физиологических механизмах химической терморегуляции. — Физиол. ж. СССР, т. 48, № 4, с. 436.
Иванов К. П. 1962б. О физиологических механизмах химической терморегуляции. — Физиол. ж. СССР, т. 48, № 10, с. 1225.
Иванов К. П., Алимухамедов А. А. 1963. О физиологических механизмах химической терморегуляции в онтогенезе. — Физиол. ж. СССР, т. 49, № 4, с. 482.
Иванов К. П., Давыдов А. Ф. 1963. О физиологических механизмах химической терморегуляции у летучих мышей. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. VI. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 179.
Иванов К. П., Макарова А. Р., Фуфачева А. А. 1953. Влияние интенсивности освещения на газообмен у обезьян. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций. т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 94.
Иванова А. И. 1954. Сезонные изменения основного обмена в условиях влажных субтропиков. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. III. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 146.
Иванцов В. Т. 1966. Пастбищное поведение овец и их физиологические функции в горах на различных высотах. — Тр. конф. молодых ученых Таджикистана. Изд. ИРФОМ, Душанбе, с. 221.
Ивлева И. В. 1960. Дыхание белого энхитрея (*Enchitracus abbidus*). Зоол. ж., т. 39, вып. 1, с. 2.
Ильюченок Р. Ю. 1972. Фармакология поведения и памяти. Изд. «Наука», Новосибирск.
Исаакян Л. А. 1953. О взаимоотношении сосудистых реакций и газообмена. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 55.
Исаакян Л. А., Избинский А. Л. 1951. Материалы к вопросу о сезонных изменениях газообмена и терморегуляции. — Бюлл. эксп. биол. и мед., т. 32, вып. 5, № 11, с. 353.
Каганцова Р. М. 1954. Влияние условий теплообмена и питания на развитие обыкновенной и общественной полевок. — III экол. конф. Тез. докл. ч. 3. Киев, с. 62.
Калабухов Н. И. 1937. Особенности реакции некоторых видов равнинных грызунов на понижения атмосферного давления. — Зоол. ж., т. 16, с. 483.

Калабухов Н. И. 1939. Некоторые экологические особенности близких видов грызунов. I. Суточный цикл активности лесных мышей (*Apodemus silvaticus*, *A. flavicollis*) и сусликов (*Citellus pygmaeus*, *Citellus suslica*). — Вопр. экол. и биоценол., № 7, с. 92.

Калабухов Н. И. 1940. Суточный цикл активности животных. — Усп. совр. биол., т. 12, с. 1.

Калабухов Н. И. 1950. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. I. Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. Изд. Харьк. гос. унив.

Калабухов Н. И. 1957. Предпочитаемая температура млекопитающих и ее связь с другими особенностями терморегуляции. — Грызуны и борьба с ними, вып. 5. Саратов, с. 3.

Калабухов Н. И. 1969. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Изд. «Наука», Л.

Калашников В. П. 1958. О влиянии мышечной тренировки на терморегуляцию у новорожденных козлят при низкой температуре среды. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 158.

Калихман А. А. 1953. Изменения общего газообмена и окислительных процессов в тканях при общем охлаждении теплокровного организма. — В кн.: Опыт изучения действия низких температур на теплокровный организм. Медгиз, М., с. 61.

Канфор И. С. 1959. Функциональные изменения уровня сахара крови и температуры тела у летучих мышей. — Совещ. по экол. физиологии, вып. II, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 40.

Келлер В. 1930. Исследование интеллекта человекообразных обезьян. М.

Кескпайк Ю. Э. 1972. О двигательном поведении у ястреба-тетеревятника в природе. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 152.

Климова В. И. 1956. Пищевые рефлексы и натуральные раздражители в онтогенезе кроликов и собак. — Совещ. по вопр. эволюц. физиологии. Тез. и реф. докл. Л., с. 82.

Кнорре Е. П. 1956. Опытная лосеферма. Коми кн. изд. Сыктывкар.

Когхилл Е. Г. 1934. Анатомия и проблемы поведения. Биомедгиз, М.

Конюхов Н. А. 1956. Зоометеорологические условия перегона овец с весенних равнинных пастбищ на летние высокогорные. — Тр. Казахск. научно-иссл. гидрометеорол. ин-та, вып. 7. Л., с. 22.

Конюхов Н. А. 1957. Зоометеорологические условия проведения перегона и стрижки овец в осенний период. — Тр. Казахск. научно-иссл. гидрометеорол. ин-та, вып. 8. Л., с. 47.

Корытин С. А. 1968. Зимняя экология лисицы в Кировской области. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 73, № 5, с. 33.

Коссобутский В. И. 1951. Анализ развития охотничье-пищевого и оборонительного инстинктов в онтогенезе некоторых хищников. Автореф. дисс. М.

Крачковская М. В. 1955. Изменение количественного состава лейкоцитов в периферической крови у новорожденных в связи с приемом пищи. Автореф. дисс., Л.

Крачковская М. В. 1959. Изменение количества лейкоцитов в периферической крови у недоношенных детей в связи с питанием. — Совещ. по экол. физиологии. Тез. докл., вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 54.

Крушинский Л. В. 1946. Роль наследственности и условий воспитания в проявлении и выражении признаков поведения у собак. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, с. 69.

Крушинский Л. В. 1960. Формирование поведения животных в норме и патологии. Изд. МГУ.

Крушинский Л. В., Дашевский Б. А., Крушинская Н. Л., Дмитриева И. Л. 1972. Элементарная рассудочная деятельность у высших позвоночных животных с высокоразвитыми общественными отношениями.— Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 29.
Крушинский Л. В., Молодкина Л. Н., Флесс Д. А., Очинская Е. И., Стешенко А. П., Зорина З. А., Дьякова Л. М. 1968. Сравнительно-физиологическое и генетическое изучение сложных форм поведения (способности к экстраполяции) животных.— Вестн. МГУ (биол., почвовед.), № 3, с. 8.
Крылов О. А., Данилова Р. А., Тонгур В. С. 1965. Влияние рибонуклеазы на безусловные и условные рефлексы белых мышей в онтогенезе. — Ж. высш. нервн. деят., т. 15, вып. 1, с. 79.
Кучерук В. В. 1959. Некоторые специфические черты поведения степных млекопитающих. — Совещ. по экол. физиологии. Тез. докл., вып. 1. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 28.
Ладыгина-Котс Н. Н. 1962. В кн.: Психология в СССР. Изд. АН СССР, М.
Лебедева Н. Т. 1969. Произвольная двигательная активность детей младшего школьного возраста. — В кн.: Физиология человека в природных условиях СССР. Изд. «Наука», Л., с. 20.
Лебедева Н. Т. 1971. Динамика двигательной активности и возможности ее регулирования у младших школьников. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 11.
Лебедева Н. Т. 1973. Основы гигиенического нормирования общей двигательной активности младших школьников. Автореф. докт. дисс. Минск.
Лобашев М. Е. 1967. Генетика. Изд. ЛГУ.
Майзелис М. Р. 1953. Влияние мышечной деятельности на суточную периодику активности у грызунов. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 162.
Макарова А. Р. 1959. Физиологические исследования у новорожденных лосей. — Совещ. по экол. физиологии. Тез. докл., вып. 2. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 57.
Макарова А. Р. 1965. Изучение пищевого поведения у некоторых млекопитающих. — В кн.: Сложные формы поведения., Изд. «Наука», М.—Л., с. 134.
Макарова А. Р., Понугаева А. Г., Щеглова А. И. 1959. Влияние температуры среды и мышечной деятельности на формирование физиологических функций ягнят в ранний постнатальный период. — Всес. совещ. по физиол. и биохим. с.-х. животных. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 28.
Мальчевский А. С. 1969. История орнитофауны парка Лесотехнической академии им. С. М. Кирова (Ленинград) и некоторые вопросы микроэволюции. — Вопр. экол. и биоценол., вып. 9. Изд. ЛГУ.
Мантейфель Б. П. 1970. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции. — В кн.: Биологические основы управления поведением рыб. Изд. «Наука», М., с. 12.
Мантейфель Б. П. 1974. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. — В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. Изд. «Наука», М., с. 5.
Медведев Н. К. 1957. Врожденные и натуральные пищевые рефлексы у телят раннего возраста. — Тр. Всес. с.-х. ин-та заочн. образования, в. 1. М., с. 167.
Меерсон Ф. З., Кругликова Р. И. 1966. О роли взаимосвязи между генетическим аппаратом и физиологической функцией нейрона в механизме условных рефлексов и памяти. — Ж. высш. нервн. деят., т. 16, № 2, с. 274.

Михневич О. Ч. 1971. Сезонные изменения поведения и некоторых физиологических функций у зимоспящих грызунов. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 112.

Михневич О. Ч. 1972. Сезонные изменения газообмена у зимоспящих грызунов в условиях комнатной температуры. — В кн.: Териология, т. I. Новосибирск, с. 325.

Напалков А. В., Серебрякова Е. Р., Баскин Л. М. 1972. Использование информационных моделей при изучении поведения животных. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 35.

Науменко Е. В., Попова Н. К., Старыгин А. Г. 1971. Гипофизарно-надпочечниковая система животных в группе и в изоляции. — Ж. общ. биол., т. 22, с. 73.

Наумов Н. П. 1972. Этологическая структура популяций наземных позвоночных. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 37.

Нейфах С. А. 1960. Выступление по докладам. В кн.: Фосфорилирование и функция. Изд. ВИЭМ, Л., с. 369.

Некрасов Е. С. 1972. Особенности поведения большого суслика на северной границе ареала. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 188.

Носков Н. М. 1972. Эволюция поведения домашних животных. — В кн.: Поведение животных. Изд. «Наука», М., с. 39.

Ольнянская Р. П. 1949а. К физиологии высотной акклиматизации у новорожденных ягнят. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. [I]. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 164.

Ольнянская Р. П. 1949б. Сложнорефлекторный механизм специфического динамического действия пищи. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. [I]. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 252.

Ольнянская Р. П., Щеглова А. И. 1971. Особенности поведения животных, связанные с терморегуляцией. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 103.

Павлов И. П. 1926. Предисловие к книге Б. Н. Шванвича «Насекомые и цветы в их взаимоотношениях». — Полн. собр. соч., т. VI. Изд. 2-е. АН СССР, М.—Л., 1952, с. 433.

Панов Е. Н. 1969. [Рецензия]: Слоним А. Д. Инстинкт. — Ж. общ. биол., т. 30, № 6, с. 759.

Пегельман С. Г. 1966. Ранние морфо-функциональные изменения в постнатальном онтогенезе животных. Изд. «Валгус», Таллин.

Пивень Н. В. 1971. Температура тела в различные фазы выхода из гипотермии при саморазогревании у белых крыс. — В кн.: Теплообразование и терморегуляция организма. Киев, с. 119.

Плюснина И. З. 1970. Исследование чувствительного периода «социального» запечатлевания у новорожденных морских свинок. Матер. симпоз. «Адаптация организма человека и животных к экстремальным факторам среды». В кн.: Центральные механизмы физиологической адаптации. Популяционная физиология. Новосибирск, с. 82.

Плюснина И. З. 1972. Критический период запечатлевания у новорожденных морских свинок. ДАН СССР, т. 207, № 3, с. 753.

Плюснина И. З., Слоним А. Д. 1973. Роль врожденного различения, импринтинга и натуральных условных рефлексов в формировании поведения. — Ж. высш. нервн. деят., т. 23, № 4, с. 732.

Пономарева Э. В. 1971а. Суточные и сезонные изменения спонтанной двигательной активности у грызунов в неволе. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 42.

Пономарева Э. В. 1971б. Суточные и сезонные изменения спонтанной двигательной активности у некоторых видов млекопитающих в неволе. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 55.

Пономарева Э. В. 1971в. Влияние навязанной мышечной деятельности на спонтанную двигательную активность. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 66.

Понугаева А. Г. 1949. Стадная форма существования и суточная периодика у летучих мышей. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР, с. 104.

Понугаева А. Г. 1954. Обонятельный анализатор и пищедобывательная роющая деятельность грызунов. — Зоол. ж., т. 33, вып. 4, с. 869.

Понугаева А. Г. 1960. Физиологические исследования инстинктов у животных. Изд. АН СССР, М.—Л.

Понугаева А. Г. 1963. Роль защечных мешков при запасании корма у золотистого хомяка. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. VI. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 146.

Понугаева А. Г. 1965. Об особенностях формирования игровой доминанты у грызунов. — В кн.: Сложные формы поведения. Изд. «Наука», Л., с. 77.

Понугаева А. Г. 1968а. Исследование игровой деятельности крыс и золотистых хомячков. — В кн.: Сравнительная и возрастная физиология. Изд. «Наука», Л., с. 104.

Понугаева А. Г. 1968б. Влияние температуры внешней среды на игровые рефлексы золотистых хомячков, белых и серых крыс. — В кн.: Сравнительная и возрастная физиология. Изд. «Наука», Л., с. 118.

Понугаева А. Г., Швецова Е. И. 1971. Запечатлевание температуры среды у крыс в онтогенезе. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 33.

Понугаева А. Г., Якименко И. А. 1971. Запечатлевание неподвижного объекта у морских свинок. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 19.

Попова Н. К. 1970. Ингибиторы моноаминоксидазы и коронарная недостаточность. Изд. «Наука», Новосибирск.

Попова Н. К., Бертогаева В. Д., Науменко Е. В. 1972. Изменение серотонина мозга в зависимости от функционального состояния животных — сон или поведенческая активность. — Конф. физиологов республик Средней Азии и Казахстана. Тезисы. Изд. «Алым». Ашхабад, с. 349.

Попова Н. К., Кудрявцева Н. Н. 1972. Изменение содержания серотонина в различных отделах головного мозга при спячке у краснощеких сусликов. Материалы IV Всесоюзной конференции по экологической физиологии. — В кн.: Морфо-физиологические и биохимические механизмы адаптации животных к факторам среды. Краснодар, с. 207.

Попова Н. К., Старыгин А. Г., Науменко Е. В. 1970. Функция гипофизарно-надпочечниковой системы и поведение содержащихся в группе крыс. — В кн.: Центральные механизмы физиологической адаптации. Популяционная физиология. Новосибирск, с. 91.

Промптов А. Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Изд. АН СССР, М.—Л.

Пшеничный И. Д. 1955. Основы учения о воспитании сельскохозяйственных животных. Изд. АН УССР, Киев.

Радаков Д. В. 1972. Стайность рыб как экологическое явление. Изд. «Наука», М.

Радько Н. К. 1957. Экспериментальные исследования деятельности обонятельного анализатора желтогорлой мыши. Тр. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР, т. 6. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 385.

Раушенбах Ю. О. 1958а. О физиологической природе устойчивости животных к гипоксическим условиям высокогорья. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 71.

Раушенбах Ю. О. 1958б. О природе устойчивости сельскохозяйственных животных к высокой температуре среды. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 84.
Рахимов К. 1958а. Материалы по изучению врожденных пищевых рефлексов у животных со зрительного и кожного анализаторов. — В кн.: Вопросы физиологии и патологии нервной системы. Изд. Ин-та физиол. им. И. П. Павлова АН СССР. Л., с. 28.
Рахимов К. 1958б. Изучение врожденных и натуральных условных пищевых рефлексов в онтогенезе у жвачных. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 124.
Рахимов К. 1958в. Материалы по исследованию формирования натуральных пищевых рефлексов в онтогенезе у жвачных. — В кн.: Вопросы физиологии и патологии нервной системы. Тр. II конф. молодых ученых Ин-та физиол. им. И. П. Павлова. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 103.
Рахимов К. 1959. О формировании пищевых рефлексов в постнатальном онтогенезе у жвачных. Автореф. дисс. Л.
Реймов Р. 1968. Опыт по изучению сложных форм поведения грызунов в природе. Изд. «Фан», Ташкент.
Реймов Р. 1972. Опыт экологического и морфофизиологического анализа фауны млекопитающих Южного Приаралья. Изд. «Кара-калпакстан». Нукус.
Рогаль И. Г. 1955. О холодном методе выращивания молодняка сельскохозяйственных животных и его физиологическом обосновании. — Ж. общ. биол., т. 16, № 4, с. 285.
Розенталь О. С. 1930. К характеристике ориентировочного и оборонительного рефлексов. — Арх. биол. наук, т. 30, вып. 1, с. 119.
Руттенбург С. О. 1966. О нормальном суточном ритме физиологических функций работающего человека. — Физиол. ж. СССР, т. 52, с. 855.
Руттенбург С. О., Слоним А. Д. 1976. Суточный (циркадный) ритм физиологических процессов и трудовая деятельность человека. Изд. «Илим», Фрунзе.
Саблина Т. Б. 1972. Пищевое поведение северных лесных оленей. — В кн.: Поведение животных. Изд. «Наука», М., с. 190.
Салганский А. А. 1974. Теория и практика современного одомашнивания копытных в СССР. — В кн.: Экологические и эволюционные аспекты поведения животных. Изд. «Наука», М., с. 57.
Свириденко П. А. 1954. Разыскивание грызунами корма в земле и условные рефлексы у них на непищевые запахи. Зоол. ж., т. 33, вып. 4, с. 876.
Свириденко П. А. 1957. Запасание корма животными. Изд. АН УССР, Киев.
Северцов А. Н. 1922. Эволюция и психика. М.
Сегаль А. Н. 1956. Двигательная активность и газообмен большой синицы при изменениях светового режима. ДАН СССР, т. 109, № 5, с. 1073.
Семешина Т. М. 1971а. Концентрация нуклеиновых кислот в гиппокампе крыс в норме и с выработанным электрооборонительным условным рефлексом. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 82.
Семешина Т. М. 1971б. Содержание РНК в коре больших полушарий у краснощеких сусликов в разные периоды активности. — В кн.: Зимняя спячка и сезонные ритмы. Изд. «Наука», Новосибирск, с. 28.
Семешина Т. М., Аверьянова Л. Ф., Арав В. И. 1969. Об изменении синтеза рибонуклеиновой кислоты в гиппокампе при выработке электрооборонительного условного рефлекса. 22-е совещ. по ВНД. Тезисы. Рязань, с. 214.

Серебров Л. И. 1972. Распад и формирование стай как общая черта приспособительной адаптации некоторых морских рыб к суточным изменениям освещенности. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 122.
Сеченов И. М. 1882. Гальванические явления на продолговатом мозгу лягушки. — Избр. труды. Изд. ВИЭМ, М., 1935, с. 130.
Сеченов И. М. 1935. К вопросу о влиянии раздражения чувствующих нервов на мышечную работу человека. Избр. труды. Изд. ВИЭМ, М., с. 152.
Симкин Г. Н. 1972. Запечатление и модификационные формы поведения животных. — В кн.: Поведение животных. М., с. 53.
Симонов П. К. 1971. Искрящие контакты. — Новый мир, № 9, с. 188.
Скворцова А. А. 1955. Рефлекторные изменения газообмена у телят в связи с кормлением. — II Всес. совещ. по физиол. с.-х. животных. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 55.
Склярчик Е. Л. 1965. Влияние мышечной нагрузки на игровую деятельность золотистых хомяков. — В кн.: Сложные формы поведения. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 104.
Слоним А. Д. 1945. Суточная и сезонная периодика активности и терморегуляции у летучих мышей. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 3, с. 303.
Слоним А. Д. 1949. О взаимоотношениях безусловных и условных рефлексов у млекопитающих в филогенезе. — Сб., посвящ. 100-летию со дня рожд. И. П. Павлова. Л., с. 356.
Слоним А. Д. 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. Изд. АН СССР, М.—Л.
Слоним А. Д. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. Изд. АН СССР, М.—Л.
Слоним А. Д. 1962. Частная экологическая физиология млекопитающих. Изд. АН СССР, М.—Л.
Слоним А. Д. 1965а. О взаимоотношениях стадных и подражательных реакций. — В кн.: Биологические основы подражательной деятельности и стадных форм поведения. Изд. «Наука», М.—Л., с. 78.
Слоним А. Д. 1965б. Проблемы поведения животных в экологофизиологическом освещении. — В кн.: Сложные формы поведения. Изд. «Наука», М.—Л., с. 27.
Слоним А. Д. 1967. Инстинкт. Изд. «Наука», М.—Л.
Слоним А. Д. 1971. Экологическая физиология животных. Изд. «Высшая школа», М.
Слоним А. Д., Калашников В. П., Макарова А. Р., Понугаева А. Г., Рахимов К., Уждавини Э. Р., Трубицына Г. А. 1960. К физиологической характеристике ягнят-гибридов архарокаракуль. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. Изд. АН СССР, М., с. 416.
(Слоним А. Д., Плюснина И. З.). Slonim A. D., Plyusnina I. Z. 1971. The behavioural and electroencephalographical study of imprinting in guinea pigs. Abstracts of XII Intern. Ethol. Conf. Edinburgh, p. 95.
Слоним А. Д., Уждавини Э. Р., Файзиев С. М. 1955. Об особенностях развития безусловных и натуральных условных рефлексов в раннем онтогенезе. — Матер. Второй научной конф. по вопросам возрастной морфологии и физиологии. Изд. АПН РСФСР, М., с. 7, 113.
Слоним А. Д., Черкович Е. М. 1960. Роль типологических особенностей нервной системы в формировании суточного ритма физиологических функций у обезьян. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. V. М., с. 9.
Слоним А. Д., Щербакова О. П. 1949. Наблюдения над ночным сном у обезьян. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР, М., с. 156.

Смирнов Г. Д. 1952. О материалистическом и идеалистическом понимании основ поведения животных. — Ж. высш. нервн. деят., т. 2, вып. 1, стр. 133.
Старыгин А. Г. 1970. Некоторые данные о функции коры надпочечников у животных в группе и изоляции.— В кн.: Центральные механизмы физиологической адаптации. Популяционная физиология. Новосибирск, с. 109.
Судаков К. В. 1971. Биологические мотивации. Изд. «Медицина», М.
Трайб Д. Е. 1959. Поведение пасущихся животных. — В кн.: Новое в физиологии домашних животных, т. II. Сельхозгиз, М.—Л., с. 227.
Трут Л. Н. 1969. Некоторые новые данные по селекции серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*) по свойствам их оборонительного поведения. — В кн.: Генетика поведения. Изд. «Наука», Л., с. 507.
Тухтабаев Р. К. 1971. Влияние кратковременного охлаждения в раннем онтогенезе на газообмен и электрическую активность скелетных мышц у морских свинок. — В кн.: Теплообразование и терморегуляция в организме. Киев, с. 191.
Тухтабаев Р. К. 1972. О развитии сократительного термогенеза у морских свинок под влиянием кратковременных охлаждений в ранний постнатальный период. Автореф. дисс. Ташкент.
Уголев А. М. 1950. Условные слюнные рефлексы у кошек и способ добывания пищи. Автореф. дисс. Л.
Уголев А. М. 1953. Условные слюноотделительные рефлексы у кошек. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 130.
Уголев А. М., Жуган А., Клеменчук Л. 1959. Условнорефлекторный пищевой лейкоцитоз у кошек и особенности пищевого стереотипа.— Совещ. по экол. физиологии. Тез. докл., вып. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 109.
Уждавини Э. Р. 1958а. Врожденные пищевые рефлексы у щенков. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 101.
Уждавини Э. Р. 1958б. О формировании натуральных пищевых рефлексов в онтогенезе у собаки. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л., с. 112.
Уждавини Э. Р. 1960. Пищевые реакции у личинок тополевого листогрыза (*Melasoma populi*). — В кн.: Проблемы изучения колорадского жука. Изд. АН СССР, М., с. 182.
Уждавини Э. Р. 1970. Влияние изоляции на чувствительность мышей к токсическим веществам. — В кн.: Адапт. организма человека и животных к экстремальным природным факторам среды. Центр. механизмы физиолог. адаптац. Популяционная физиология. Новосибирск, с. 111.
Уждавини Э. Р., Шепелева В. К. 1966. Очерки развития врожденного поведения. Изд. «Наука», М.—Л.
Ухтомский А. А. 1923. Инстинкт и доминанта. — Собр. соч., т. I, 1950. Изд. ЛГУ, с. 186.
Ухтомский А. А. 1925. Принцип доминанты. — Собр. соч., т. I, 1950. Изд. ЛГУ, с. 197.
Фабри К. Э. 1967. О некоторых основных вопросах этологии. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 72, с. 138.
Фалькенштейн Б. Ю. 1952. Учение И. П. Павлова о высшей нервной деятельности животных и проблема борьбы с вредными позвоночными. — Ж. общ. биол., т. 13, № 6, с. 435.
Фаусек В. 1906. Биологические исследования в Закаспийской области. — Записки имп. Русск. геогр. об-ва, т. 27, вып. 2.
Федоров В. К. 1959. Современное состояние проблемы исследования изменений высшей нервной деятельности животных. — Ж. высш. нервн. деят., т. 9, вып. 6, с. 807.

Федоров В. К. 1966. Современное состояние и генетика поведения. — Ж. высш. нервн. деят., т. 16, вып. 1, с. 38.

Филатова Л. Г. 1949. Суточный ритм у грызунов и насекомоядных и опыт его экспериментального изучения. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР, М., с. 116.

Фингерман М. 1964. Приливные ритмы у морских организмов. — В кн.: Биологические часы. Изд. «Мир», М., с. 667.

Финдлей Дус, Бикли У. Р. 1958. Влияние факторов внешней среды на физиологию сельскохозяйственных млекопитающих. — В кн.: Новое в физиологии домашних животных. Под ред. Хэммонда Дуса. Сельхозгиз, М.—Л., с. 318.

Формозов А. Н. 1972. Из наблюдений над поведением некоторых млекопитающих и птиц в естественных условиях. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 66.

Хаскин В. В. 1963. Влияние температурных условий эмбрионального развития на терморегуляцию вылупившихся цыплят. — Физиол. ж. СССР, т. 49, с. 1254.

Хауэншильд К. 1964. Лунные ритмы. — В кн.: Биологические часы. Изд. «Мир», М., с. 682.

Цитович И. С. 1911. Происхождение и образование натуральных условных рефлексов. Дисс. СПб.

Черкович Г. М. 1953а. Слуховой анализатор и роль стадных отношений в суточной периодике физиологических функций у обезьян. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 187.

Черкович Г. М. 1953б. Онтогенез суточного ритма у обезьян. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. II. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 199.

Черниговский В. Н. 1960. Интерорецепторы. Медгиз, М.

Черниговский В. Н. 1962. Значение интерорецептивной сигнализации в пищевом поведении животных. Изд. АН СССР, М.—Л.

Швецова Е. И. 1971. К вопросу о влиянии кратковременного охлаждения на развитие химической терморегуляции у крыс в онтогенезе. — В кн.: Теплообразование и терморегуляция в организме. Киев, с. 216.

Шепелева В. К. 1955. О влиянии выключения зрения на условнорефлекторную деятельность собаки. — ДАН СССР, т. 102, № 5, с. 1053.

Шепелева В. К. 1971а. Очерки функциональных свойств анализаторов диких млекопитающих. Изд. «Наука», Новосибирск.

Шепелева В. К. 1971б. Приспособление тюленей к обитанию в Арктике. Изд. «Наука», Новосибирск.

Шепелева В. К. 1971в. Опыт изучения энергетики в популяциях у грызунов. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 121.

Шилов И. А. 1968. Регуляция теплообмена у птиц. Изд. МГУ.

Шилов И. А. 1972. Соотношение пространственной и этологической структуры популяций позвоночных животных. — Первое Всес. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. Реф. докл. Изд. «Наука», М., с. 10.

Шпет Г. И. 1971. Биологическая продуктивность рыб и других животных. Изд. «Урожай», Киев.

Штефан М. 1958. Физиологический анализ взаимосвязи между газообменом и стайным поведением у некоторых морских и пресноводных рыб. — Зоол. ж., т. 37, вып. 2, с. 222.

Щеглова А. И. 1952. Физиологические особенности некоторых видов грызунов в связи с их экологией. Автореф. дисс. Л.

Щеглова А. И. 1958. Опыт физиологического анализа грызущей деятельности большой песчанки. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. IV. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 184.
Щеглова А. И. 1959. Формирование роющей и грызущей деятельности в онтогенезе некоторых грызунов. — Совещ. по экол. физиологии. Тез. докл., вып. 1. Изд. АН СССР, Л., с. 83.
Щеглова А. И. 1960. Изучение физиологических особенностей жизненной формы пустыни на примере большой песчанки. — Вторая конф. физиологов, биохимиков и фармакологов Средней Азии. Тез. докл. Изд. АН Кирг. ССР, Фрунзе, с. 395.
Щеглова А. И. 1968. Развитие в онтогенезе грызунов роющей и грызущей деятельности. — В кн.: Сравнительная и возрастная физиология. Изд. «Наука», М.—Л., с. 330.
Щеглова А. И., Смирнов П. К. 1963. Роющая деятельность некоторых грызунов в разных условиях температуры среды и солнечной радиации. — В кн.: Опыт изучения регуляций физиологических функций, т. VI. Изд. АН СССР, М.—Л., с. 110.
Щербакова О. П. 1937. Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих. Сообщ. 1. Нормальная суточная периодика физиологических процессов. — Бюлл. экспер. биол. и мед., т. 4, с. 335.
Щербакова О. П. 1938. Материалы к изучению суточной периодики физиологических процессов у высших млекопитающих. Сообщ. 2. — Бюлл. эксп. биол. и мед., т. 5, вып. 2, с. 167.
Щербакова О. П. 1949а. Сезонные и суточные изменения двигательной активности у обезьян. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР, М., с. 143.
Щербакова О. П. 1949б. Суточная периодика физиологических процессов у некоторых отрядов млекопитающих. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР, М.—Л., с. 5.
Щербакова О. П. 1949в. Экспериментальное изучение суточного ритма физиологических функций у обезьян. — В кн.: Опыт изучения периодич. изменений физиологических функций в организме. Изд. АМН СССР. М., с. 42.
Якименко И. А. 1971. Запечатлевание среды у морских свинок. — В кн.: Энергетика поведения и спонтанная деятельность. Изд. «Наука», Л., с. 26.

Adair E. 1970. Control of thermoregulatory behavior by brief displacement of hypothalamic temperature. — Psychol. Sci., v. 20, p. 11.
Ader R., Belfer M. L. 1962. Prenatal maternal anxiety and offspring emotionality in the rat. — Psychol. Rep., v. 10, p. 711.
Adrian E. D., Buytendijk F. J. J. 1931. Potential changes in the isolated brainstem of the goldfish. — J. Physiol., v. 71, № 2, p. 121.
Allee W. C. 1934. Recent studies in mass physiology. — Biol. Rev., v. 9, p. 1.
Allee W. C. 1937. Animal aggregation. Chicago Press.
Altman M. 1958. Social integration of the moose calf. — Anim. Behav., v. 6, p. 155.
Andjus R. K., Lovelock J. E. 1955. Reanimation of rats from body temperature between 0° and 1°C by microwave diathermy. — J. Physiol. (London), v. 128, p. 541.
Armitage K. B., Schulenberger E. 1972. Evidence for a circannual metabolic cycle in *Citellus tridecemlineatus*, a hibernator. — Comp. Biochem. Physiol., v. 42A, p. 667.
Armstrong E. A. 1947. Bird display and behaviour. — In: Introduction to the study of bird psychology. Lindsay Drummond, London, p. 327.
Armstrong E. A. 1950. The nature and function of displacement activities. — Symp. Soc. Exper. Biol., 4. Cambridge, p. 361.

Aschoff J. 1958. Tierische Periodik unter dem Einfluss von Zeitgebern. — Z. Tierpsychol., Bd. 15, S. 1.
Aschoff J. 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 11.
Aschoff J. 1963. Comparative physiology: diurnal rhythms. — Ann. Rev. Physiol., v. 25, p. 581.
(Aschoff J.). Ашофф Ю. 1964. Экзогенные и эндогенные компоненты циркадных ритмов. — В кн.: Биологические часы. Изд. «Мир», М., стр. 24.
Aschoff J. 1965. Circadian rhythms in man. — Science, v. 148, p. 1427.
Aschoff J. 1970. Adaptive Cycles. — In: Physiology, Environment and Man. Ed. by D. H. K. Lee and D. Minard. Acad. Press, p. 103.
Aschoff J., Honma K. 1959. Art- und Individual-Muster der Tagesperiodik. — Z. vergl. Physiol., Bd. 42, S. 383.
Aschoff J., Meyer-Lohmann J. 1954. Die Schlussfolge der lokomotorischen Aktivität bei Nagern. — Pflüg. Arch., Bd. 260, S. 81.
Aschoff J., Pöppel E., Wever R. 1969. Circadiane Periodik des Menschen unter dem Einfluss von Licht-Dunkel Wechseln unterschiedlicher Periode. — Pflüg. Arch., Bd. 306, S. 58.
Baer H. 1971. Long-term isolation stress and its effects on drug response in rodents. — Labor. Anim. Sci., v. 21, № 3, p. 341.
Barchas J., Freedman D. 1963. Brain amines: response to physiological stress. — Biochem. Pharmacol., v. 12, p. 1232.
Barnwell F. H. 1966. Daily and tidal patterns of activity in individual fiddler crabs (genus *Uca*) from the Woods Hole region. — Biol. Bull., v. 30, p. 1.
Baron A., Kish G. B. 1960. Early social isolation as a determinant of aggregative behavior in the domestic chicken. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 53, p. 459.
Bartholomew G. A. 1959. Mother-young relations and the maturation of pub behaviour in the Alaskan fur seal. — Anim. Behav., v. 7, p. 153.
Bassino M. 1935. La température optimum de croissance de jeunes homéothèrmes. — C. R. Soc. Biol., t. 18, p. 1246.
Bateson P. P. G. 1964a. Changes in chicks' responses to novel moving objects over the sensitive period for imprinting. — Anim. Behav., v. 12, p. 479.
Bateson P. P. G. 1964b. Effect of similarity between rearing and testing conditions of chicks' following and avoidance response. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 57, p. 100.
Bateson P. P. G. 1966. The characteristics and context of imprinting. — Biol. Rev., v. 41, p. 177.
Bateson P. P. G. 1969. Imprinting and the development of preferences. — In: The functions of stimulation in early postnatal development. Ed. by J. A. Ambrose, Acad. Press, N. Y.
Bateson P. P. G., Wainright A. A. P. 1972. The effects of prior exposure to light on the imprinting process in domestics chicks. — Behaviour, v. 42, p. 279.
Beach F. A. 1942. Comparison of copulatory behavior of male rats raised in isolation, cohabitation and segregation. — J. Genet. Psychol., v. 60, p. 121.
Beach F. A. 1947. A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals. — Physiol. Rev., v. 27, p. 240.
Beach F. A. 1948. Hormones and Behavior. Ed. by Paul P. Hoeber. N. Y.
Beach F. A. 1958. Normal sexual behavior in male rats isolated at fourteen days of age. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 51, p. 37.
Beling I. 1929. Über das Zeitgedächtnis der Bienen. — Z. vergl. Physiol., Bd. 9, S. 259.
Bell R. W., Reisner G., Linn T. 1961. Recovery from electroconvulsive shock as a function of infantile stimulation. Science, v. 133, p. 1428.

Benedict F. G. 1938. Vital energetics, a study in comparative basal metabolism. — Carneg. Inst., Washington, Publ. № 503.
Benedict F. G., Snell J. 1902. Körpertemperaturschwankungen mit besonderen Rücksicht auf den Einfluss, welchem die Umkehrung der täglichen Lebensgewohnheit beim Menschen ausübt. — Pflüg. Arch., Bd. 90, S. 33.
Bennet M. F., Shriner J., Brown R. A. 1957. Persistent tidal cycles of spontaneous motor activity in the fiddler crab *Uca pugnax*. — Biol. Bull., v. 12, p. 267.
Bernstein L. 1952. A note on Christie's «Experimental naivete and experiential naivete». — Psychol. Bull., v. 49, p. 38.
Bernstein L. 1957. The effects of variations in handling upon learning and retention. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 50, p. 162.
Bjärvall A. 1967. The critical period and the interval between hatching and exodus in mallard ducklings. — Behaviour (Leiden), v. 28, p. 141.
Bodenheimer F. S. 1941. Observations on rodents in Herter's temperature gradient. — Physiol. Zool., v. 4, p. 186.
Bohn G. 1903. Sur les movements oscillatoires des *Convoluta roscoffensis*. — C. R. Acad. Sci. (Paris), t. 37, p. 576.
Bohn G., Piéron H. 1906. Le rythme des marées et le phénomène de l'anticipation reflexe. — C. R. Soc. Biol. (Paris), v. 61, p. 660.
Brown F. A., Jr. 1959. Living clocks. — Science, v. 30, p. 1535.
Brown F. A., Jr. 1960. Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 57.
(Brown F. A.) Браун Ф. А. 1964. В кн.: Биологические часы. Изд. «Мир», М., стр. 303.
Brown F. A., Jr., Fingerman M., Sanden M. L., Webb H. M. 1953. Persistent diurnal and tidal rhythms of color change in the fiddler crab *Uca pugnax*. — J. Exper. Zool., v. 123, p. 29.
Brown F. A., Jr., Hastings J. W., Palmer J. D. 1970. The biological clock. Two views. Acad. Press, N. Y.—London.
Brown F. A., Jr., Webb H. M. 1948. Temperature relations of an endogenous daily rhythmicity in the fiddler crab *Uca*. — Physiol. Zool., v. 21, p. 371.
Brown F. A., Jr., Webb H. M., Bennet M. F. 1955. Proof for an endogenous component in persistent solar and lunar rhythmicity in organisms. — Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington), v. 41, p. 93.
Brown F. A., Jr., Webb H. M., Brett W. J. 1960. Magnetic response of an organism and its lunar relationships. — Biol. Bull., v. 118, p. 382.
Bruce V. G. 1960. Environmental entrainment of circadian rhythms. — Cold. Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 29.
Bruce V. G., Pittendrigh C. S. 1960. An effect of heavy water on the phase and period of the circadian rhythm in Euglena. — J. Cell. Comp. Physiol., v. 56, p. 25.
Brück K., Wünnenberg B. 1966. Influence of ambient temperature in the process of replacement of nonshivering by shivering thermogenesis during postnatal development. — Feder. Proc., v. 25, № 4, p. 1332.
Bühnemann F. 1955. Das endodiurnale System der Oedogoniumzelle. — II. Der Einfluss von Stoffwechselgiften und anderen Wirkstoffen. — Biol. Zentralbl., Bd. 74, p. 691.
Bünning E. 1931. Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblatter von Phaseolus multiflorus. — Jahrb. wiss. Bot., Bd. 75, S. 439.
Bünning E., Baltes J. 1963. Zur Wirkung von schwerem Wasser auf die endogene Tagesrhythmik. — Naturwiss., Bd. 50, S. 622.
Bünning E., Müller D. 1961. Wie messen Organismen lunare Zyklen? Z. Naturforsch., S. 391.
Cabanac M., Duclaux R., Gillet A. 1970. Thermoregulation comportemental chez le Chien: Effets de la Fievre et de la Thyroxine. — Physiol. a. Behav., v. 5, p. 697.

Cabanac M., Massonnet B., Belaiche R. 1972. Preferred skin temperature as a function of internal and mean skin temperature. — J. Appl. Physiol., v. 33, p. 699.
Carlisle H. J. 1966. Heat intake and hypothalamic temperature during behavioral temperature regulation. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 61, p. 388.
Carlton P. L., Marks R. A. 1958. Cold exposure and heat reinforcement for operant behavior. — Science, v. 128, p. 1344.
Caspers H. 1961. Beobachtungen über Lebensraum und Schwärmperiodizität des Palolo wurmes *Eunice viridis*. — Intern. Rev. ges. Hydrobiol., Bd. 46, p. 175.
Cate Ten J. 1936. Rückenmarksreflexe bei Schildkröten. — Act. brevia Neerl. Physiol., Bd. 6, S. 72.
Chandrashekaren M. K. 1965. Persistent tidal and diurnal rhythms of locomotor activity and oxygen consumption in *Emerita asiatica*. — Z. vergl. Physiol., Bd. 50, S. 137.
(Chauvin R.) Шовен Р. 1960. Жизнь и нравы насекомых. Сельхозгиз. М.
(Chauvin R.). Шовен Р. 1972. Поведение животных. Изд. «Мир», М.
Chossat C. 1843. Recherches expérimentales sur l'inanition. — Mem. Acad. Roy. Sci. Inst. de France, t. 8, p. 438.
Christian J. J. 1955. Effect of population size on the weights of reproductive organs of male white mice. — Am. J. Physiol., v. 181, p. 477.
Christian J. J. 1956. Adrenal and reproductive responses to population size in mice from freely growing population. — Ecology, v. 37, № 2, p. 258.
Christian J. J. 1959. Adrenocortical splenic and reproductive responses to inanition and to grouping. — Endocrinol., v. 65, p. 189.
Christian J. J. 1963. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. — In: Physiological mammology, v. 1. Ed. by Meyer and Gelder, Acad. Press, N. Y.—London, p. 189.
Clarke R. S., Heron W., Featherstonhaugh M. L., Forgays D. C., Hebb D. O. 1951. Individual differences in dogs: preliminary reports on the effects of early experience. — Canad. J. Psychol., v. 5, p. 150.
Cole M., Maltzman I. 1969. A handbook on contemporary Soviet psychology. Basic Book Inc., N. Y.—London.
Collias N. E. 1956. The analysis of socialization in sheep and goats. Ecology, v. 37, p. 228.
Cooper R. M., Zubek J. P. 1958. Effects of enriched and restricted early environments on the learning ability of bright and dull rats. — Canad. J. Psychol., v. 12, p. 159.
Cowan P. J. 1974. Selective responses to the parental calls of different individual hens by young *Gallus gallus*: auditory discrimination learning versus auditory imprinting. — Behav. Biol., v. 10, p. 541.
Craig W. 1918. Appetites and aversions as constituents of instinct. — Biol. Bull., v. 34, № 2, p. 91.
Crowcroft P. 1953. The daily cycle of activity in British shrews. Proc. Zool. Soc. (London), v. 123, p. 715.
Csanyi V., Gerald J., Adam G. 1973. Two-time dependent responses of chicks to imprinting stimuli. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 83, № 1, p. 13.
Dathe H. 1934. Eine neue Beobachtung des Känguruhgeburtsaktes. — D. Zool. Garten. N. F., Bd. 7, S. 223.
De Coursey P. 1960. Phase control of activity in a rodent. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 49.
De Coursey P. 1961. Effect of light on the circadian activity rhythm of the flying squirrel, *Claucomys volans*. — Z. vergl. Physiol., Bd. 44, S. 331.
Dell P. C. 1958. Some basic mechanisms of the translation of body needs into behaviour. — In: Neurol. Basis of Behav. Symp. Churchill—London, p. 187.

(Dembowski J.) Дембовский. 1959. Психология животных. Изд. ИЛ, М.
De Nelsky G. Y., Denenberg V. H. 1967a. Infantile stimulation and adult exploratory behavior: Effects of handling upon tactual variation seeking. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 63, p. 309.
De Nelsky G. Y., Denenberg V. H. 1967b. Infantile stimulation and adult exploratory behavior in the rat: Effects of handling upon visual variation seeking. — Anim. Behav., v. 15, p. 568.
Denenberg V. H. 1958. Effect of age and early experience upon conditioning in the C[57]BL/10 mouse. — J. Psychol., v. 46, p. 211.
Denenberg V. H. 1959. The interactive effects of infantile and adult shock levels upon learning. — Psychol. Rep., v. 5, p. 357.
Denenberg V. H. 1960. A test of the critical period. Hypothesis and a further study of the relationship between age and conditioning in the C[57]BL/10 mouse. — J. Genet. Psychol., v. 97, p. 379.
Denenberg V. H. 1962. The effects of early experience. — In: The behaviour of domestic animals. E. S. E. Hafez (Ed.), Bailliere, Findall. a. Cox, London, p. 109.
Denenberg V. H. 1967. Stimulation in infancy, emotional reactivity, and exploratory behavior. — In: Neurophysiology and emotion. D. C. Glass (Ed.). Rockefeller Univ. Press and Russel Sage Foundation, N. Y., p. 161.
Denenberg V. H. 1968. A consideration of the usefulness of the critical period hypothesis as applied to the stimulation of rodents in infancy. — In: Early experience and behavior. G. Newton and S. Levine (Eds.). III, Thomas, Springfield, p. 142.
Denenberg V. H., Bell R. W. 1960. Critical periods for the effects of infantile experience on adult learning. — Science, v. 131, p. 227.
Denenberg V. H., Brumaghim J. T., Haltmeyer G. C., Zarrow M. X. 1967. Increased adrenocortical activity in the neonatal rat following handling. — Endocrinology, v. 81, p. 1047.
Denenberg V. H., Grota L. J. 1964. Social-seeking and novelty-seeking behavior as a function of differential rearing histories. — J. Abnorm. Soc. Psychol., v. 69, p. 453.
Denenberg V. H., Haltmeyer G. C. 1967. Test of the monotonicity: hypothesis concerning infantile stimulation and emotional reactivity. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 63, p. 394.
Denenberg V. H., Hudgens G. A., Zarrow M. X. 1964. Mice reared with rats: Modification of behavior by early experience with another species. — Science, v. 143, p. 380.
Denenberg V. H., Hudgens G. A., Zarrow M. X. 1966. Mice reared with rats: Effects of mother on adult behavior patterns. — Psychol. Rep., v. 18, p. 451.
Denenberg V. H., Karas G. G. 1959. Effects of differential infantile handling upon weight gain and mortality in the rat and mouse. — Science, v. 130, p. 629.
Denenberg V. H., Karas G. G. 1960. Interactive effects of age and duration of infantile experience on adult learning. — Psychol. Rep., v. 7, p. 313.
Denenberg V. H., Karas G. G. 1961. Interactive effects of infantile and adult experience upon weight gain and mortality in the rat. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 54, p. 170.
Denenberg V. H., Morton J. R. C., Kline N. J., Grota L. J. 1962a. Effects of duration of infantile stimulation upon emotionality. — Canad. J. Psychol., v. 16, p. 72.
Denenberg V. H., Ottinger D. R., Stephens M. W. 1962b. Effect of maternal factors upon growth and behavior of the rat. — Child Develop., v. 33, p. 65.
Denenberg V. H., Rosenberg K. M. 1967. Nongenetic transmission of information. — Nature (London), v. 216, p. 549.
Denenberg V. H., Smith S. A. 1963. Effects of infantile stimulation and age upon behavior. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 56, p. 307.

Denenberg V. H., Whimbey A. E. 1963. Behavior of adult rats is modified by the experiences their mothers had as infants. — Science, v. 142, p. 1192.
Denenberg V. H., Woodcock J. M., Rosenberg K. M. 1968. Long-term effects of preweaning and post-weaning free environment experience on the rat problem solving behavior. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 66, p. 533.
Dollo L. 1909. La paleontologie ethologique. — Bull. Soc. Geol. Belg.
Dowse H. B., Palmer J. D. 1972. The chromomultagenic effect of deuterium oxide on the period and entrainment of a biological rhythm. — Biol. Bull., v. 143, p. 513.
Doyle G., Yule E. P. 1959. Early experience and emotionality: I. The effects of prenatal maternal anxiety on the emotionality of albino rats. — S. Afr. J. Soc. Res., v. 10, p. 57.
Dryer R. L., Paulsrud J. R. 1966. Effect of arousal on ATP levels in bats. — Feder. Proc., v. 25, № 4, p. 1293.
Dunnet G. E., Hinde R. A. 1953. The winter roosting and awakening behavior of captive great tits. — Brit. J. Anim. Behav., v. 1, p. 91.
Eedy J. W., Ogilvie D. M. 1970. The effect of age on the thermal preference of white mice (*Mus musculus*) and gerbil (*Meriones unguiculatus*). — Canad. J. Zool., v. 48, p. 1303.
Eibl-Eibesfeldt J. 1950. Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüsten (*Meriones persicus persicus* Bl.): Ein Beitrag zur vergleichenden Ethologie der Nager. — Z. Tierpsychol., Bd. 8, S. 400.
Eibl-Eibesfeldt J. 1955. Innate and learned behavior in the nest building of the Norway rat. — Naturwiss., Bd. 42, S. 633.
Eibl-Eibesfeldt J. 1958. Das Verhalten der Nagetiere. Handb. Zool., Berlin, Bd. 8 (12), S. 1.
Eibl-Eibesfeldt J., Kramer S. 1958. Ethology, the comparative study of animal behavior. — Quart. Rev. Biol., v. 33, № 3.
Eisentraut M. 1952. Paraaechinus aethiopicus. Mammalia, № 16, p. 232.
Enright J. T. 1963. The tidal rhythm of activity of a sand-beach amphipod. — Z. vergl. Physiol., Bd. 46, S. 276.
Enright J. T. 1965. Entrainment of a tidal rhythm. — Science, v. 147, p. 864.
Enright J. T. 1971. Heavy water slows biological timing processes. — Z. Vergl. Physiol., Bd. 72, S. 1.
Enright J. T. 1972. A Virtuoso Isopod. Circa-Lunar rhythms and their tidal fine structure. — J. Comp. Physiol., v. 77, p. 141.
Erhardt T., Schaller F. 1954. Das Spiel der optisch isolierten jungen Kasparhauser Katze. — Naturwiss., Jahrg. 41, H. 23, S. 181.
Fantz R. L. 1961. The origin of form perception. — Sci. Amer., v. 204, № 5, p. 66.
Fay F. H., Carleton R. 1968. Influence of climate on the distribution of walruses *Odobenus rosmarus* L. I. Evidence from thermoregulatory behavior. — Zoologica, v. 53, p. 1.
Feldman J. F. 1967. Lengthening the period of a biological clock in *Euglena* by cycloheximide, an inhibitor of protein synthesis. — Proc. Nat. Acad. Sci., v. 57, p. 1080.
Fincham A. A. 1970. Rhythmic behavior of the intertidal amphipod *Bathiporeia pelagica*. — J. Mar. Biol. Assoc., v. 50, p. 1057.
Folk G. E. 1969. Introduction to environmental physiology. Lea and Febiger, Philadelphia.
Folkow B., Fuxe K., Sonnenschein R. R. 1966. Responses of skeletal musculature and its vasculature during «diving» in the duck: peculiarities of the adrenergetic vasoconstrictor innervation. — Acta Physiol. Scand., v. 67, p. 327.
Forgays D. G., Read J. M. 1962. Crucial periods for free-environment experience in the rat. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 55, p. 816.
Forgus R. H. 1956. Advantage of early over late perceptual experience in improving form discrimination. — Canad. J. Psychol., v. 10, p. 147.

Freedman D., King J. A., Elliot O. 1961. Critical period in the social development of dogs. — Science, v. 133, p. 1016.
Garattini S., Giacalone S., Valzelli L. 1969. Biochemical changes during isolation-induced aggressiveness in mice. — In: Aggressive behaviour. — Excerpta Med. Found., Amsterdam, p. 179.
Gauron E. F., Becker W. C. 1959. The effects of early sensory deprivation on adult rat behavior under competition stress: An attempt at replication of a study by Alexander Wolf. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 689.
Gebczinski M. 1969. Social regulation of body temperature in the Bank Vole. — Acta Theriol., v. 14, p. 427.
(Gelineo S.) Джелинео С. 1959. Развитие гомойотермии у млекопитающих. — Усп. совр. биол., т. 47, в. 1, с. 108.
Gibson R. N. 1970. The tidal rhythm of activity of *Coryphoblennis galerita* (L.) (*Teleostei*, *Blenniidae*). — Anim. Behav., v. 18, p. 539.
Ginsburg B. E., Hovda R. B. 1947. On the physiology of gene controlled audiogenic seizures in mice. — Anat. Rec., v. 99, p. 621.
Gorecki A. 1966. Metabolic acclimatization of Bank Voles to laboratory conditions. — Acta Theriol., v. XI, № 18. Bialowieza, p. 399.
Gottlieb G., Klopfer P. H. 1962. The relation of developmental age to auditory and visual imprinting. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 55, p. 821.
Grabowski U. 1940—1941. Prägung eines Jungschafs auf den Menschen. — Z. Tierpsychol., Bd. 4, S. 821.
Gray J., Lissmann H. W. 1946. Further observations on the effect of deafferentation on the locomotory activity of amphibian limbs. — J. Exper. Biol., v. 23, p. 121.
Grodzinski A. 1966. Bioenergetics of small mammals from Alaskan Taiga Forest. — Lynx, ser. nova, fasc. 6. Museum Nationale, Praha.
Grodzinski W., Gorecki A. 1967. Daily energy budegets of small rodents. — In: Secondary Product. of Terrestr. ecosystems. Ed. by Petrusewitz, Warszawa, p. 295.
Gumma M. R., South F. E., Allen J. N. 1967. Temperature preference in golden hamster. — Anim. Behav., v. 15, p. 534.
Hafez E. S. 1969. The behaviour of domestic animals. Balliere Tindall, London.
Halberg F. 1969. Chronobiology. — Ann. Rev. Physiol., v. 31, p. 675.
Haltmeyer G. C., Denenberg V. H., Thatcher J., Zarrow M. X. 1966. Response of the adrenal cortex of the neonatal rat after subjection to stress. — Nature (London), v. 212, p. 1371.
Haltmeyer G. C., Denenberg V. H., Zarrow M. Z. 1967. Modification of the plasma corticosterone response as a function of infantile stimulation and electric shock parameters. — Physiol. Behav., v. 2, p. 61.
Hamburger V. 1968. Emergence of nervous coordination. Origins of integrated behavior. — In: Developm. Biol. Supll., v. 2, p. 251. Acad. Press, N. Y.—London.
Harker J. E. 1956. Factors controlling the diurnal rhythm of activity in *Periplaneta americana* L. — J. Exper. Biol., v. 33, p. 224.
Harker J. E. 1960a. The effect of perturbations in the environmental cycle on the diurnal rhythm of *Periplaneta americana* J. — J. Exper. Biol., v. 37, p. 154.
Harker J. E. 1960b. Endocrine and nervous factors in insect circadian rhythms. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 279.
Harker J. E. 1964. The physiology of diurnal rhythms. — Cambridge Monogr. Exper. Biol., № 13, Cambridge Univ. Press.
Harlow H. F. 1958. The nature of love. — Am. Psychol., v. 13, p. 673.
Harlow H. F. 1960. The maternal and infantile affectional patterns. — Salmon, Lecture 2.

Harlow H. F., Zimmermann R. R. 1959. Affectional responses in the infant monkeys. — Science, v. 130, p. 421.
Hartland-Rowe R. 1958. The biology of a tropical mayfly *Povilla adusta* Navas (*Ephemeroptera, Polymitarcidae*) with special reference to the lunar rhythm of emergence. — Rev. Zool. Bot. Afr., v. 58, p. 185.
Hastings J. W. 1960. Biochemical aspects of circadian rhythms. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 131.
Hawking F., Lobban M. C. 1970. Circadian Rhythms in macaca monkeys. — J. Interdisc. Cycle Res., v. 1, № 3, p. 267.
Healey L. N. 1967. The energy flow through a population of soil *Collembola*. — In: Secondary product. of terrestr. ecosystems. Ed. by Petrusewicz. Warszawa, p. 695.
Hediger H. 1952. Beiträge zur Säugetier-Soziologie. — Structure et Physiol. des Soc. Animales, Colloq. Intern. Ed. Masson. Paris.
Heinroth O. 1910. Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Physiologie der Anatiden. — Verhl. 5. Intern. Ornithol. Congr., v. 5, p. 589.
Heller H. C., Poulson T. L. 1970. Circannian rhythms. II. Endogenous and exogenous factors controlling reproduction and hibernation in chipmunks (Eutamias) and ground squirrels (Spermophilus). — Comp. Biochem. Physiol., v. 33, p. 357.
Herscher L., Moore A. U., Richmond J. B. 1958. Effect of post partum separation of mother and kid on maternal care in the domestic goat. — Science, v. 128, p. 1342.
Herter K. 1936. Das thermotaktische Optimum bei Nagetieren, ein mendeln — des Art- und Rassenmerkmal. — Z. vergl. Physiol., Bd. 23, S. 605.
Herter K. 1952. Der Temperatursinn der Säugetiere. Ziemsen Verl., Leipzig.
Hess E. H. 1956. Space perception in the chick. — Sci. Amer., v. 195 (1), p. 71.
Hess E. H. 1959. Two conditions limiting critical age for imprinting. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 515.
Hilden A., Stenback K. S. 1916. Zur Kenntniss der Tagesschwankungen der Körpertemperatur bei den Vögeln. — Scand. Arch. Physiol., Bd. 34, S. 382.
Hill A. V., Hill A. M. 1913. Heat production of animals living together. J. Physiol. (London), v. 46, p. 411.
Hinde R. A., Thorpe W. H., Wince M. A. 1956. The following response of coots and moorhens. — Behaviour, v. 9, p. 215.
Hirsch J. 1957. Careful reporting and experimental analysis — a comment. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 50, № 4, p. 415.
Hirsch J., Lindley R. H., Tolman E. C. 1955. An experimental test of an alleged innate sign stimulus. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 48, № 4, p. 278.
Hoffmann K. 1957. Uber den Einfluss der Temperatur auf die Tagesperiodik bei einem Poikilothermen. — Naturwiss., Bd. 44, S. 358.
Hoffmann K. 1959. Die Aktivitätsperiodik von in 18- und 36-Stunden-tag erbüteten Eidechsen. — Z. vergl. Physiol., Bd. 42, S. 422.
Hogan H. A. 1973a. Development of food recognition in young chicks: Maturation and nutrition. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 83, p. 355.
Hogan J. A. 1973b. Development of food recognition in young chicks: Learned associations over long delays. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 83, p. 367.
Holst E., von. 1935. Über den Prozess der zentralnervösen Koordination. — Pflüg. Arch., Bd. 236, H. 2, S. 149.
Holst E., von. 1936. Vom Dualismus der motorischen und der automatisch-rhythmischen Funktion im Rückenmark. — Pflüg. Arch., Bd. 237, S. 356.
Holst E., von. 1937. Vom Wesen der Ordnung im Zentralnervensystem. — Naturwiss., Bd. 25, S. 625, 641.
Holst E., von, Mittelstaedt H. 1950. Das Reafferenzprinzip. — Naturwiss., Bd. 37, S. 464.
Hooker D. 1952. The prenatal origin of behaviour. Univ. Kansas Press.
Howell A. B. 1965. Speed in animals. Hafner, N. Y.

Hubel D. H., Wiesel T. H. 1963. Receptive fields of cells in striate cortex of very behavior in the offspring. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 54, p. 679.

Hubel D. H., Wiesel T. H. 1965. Binocular interaction in striate cortex of kittens young, visually inexperienced kittens. — J. Neurophysiol., v. 26, p. 994.

Huber F. 1960. Untersuchungen über die Funktion der Zentralnervensystems und insbesondere des Gehirns bei der Fortbewegung und Lauterzeugung der Grillen. — Z. vergl. Physiol., Bd. 44, S. 60.

Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X. 1967. Mice reared with rats: Relations between mothers' activity level and offspring's behaviour. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 63, p. 304.

Hudgens G. A., Denenberg V. H., Zarrow M. X. 1968. Mice reared with rats: Effects of preweaning and postweaning social interactions upon adult behaviour. — Behaviour, v. 30, p. 259.

Hunt J. McV. 1941. The effects of infant feeding-frustration upon hoarding in the albino rat. — J. Abnorm. Soc. Psychol., v. 36, p. 338.

Hydén H. 1959. Biochemical changes in glial cells and nerve cells at varying activity. — In: Brücke F. (Ed.). Biochemistry of the central nervous system. Symp. III, Proc. 4th Intern. Mtg., Biochem., v. 3, Pergamon Press, London, p. 64.

Hydén H., Lanqe P. W. 1965. A differentiation in R. N. A response in neurons early and late during learning. — Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A., v. 53, p. 946.

Ingram D. L., Legge K. F. 1970. The thermoregulatory behavior of young pigs in a natural environment. — Physiol. a. Behav., v. 5, p. 981.

Irving L. 1939. Respiration in diving mammals. — Physiol. Rev., v. 19, № 1, p. 112.

Janský L. 1971. Participation of body organs during non-shivering heat production. — In: Nonschivering thermogenesis. Acad., Prague, p. 159.

Jaynes J. 1958. Imprinting: the interaction of learned and innate behaviour. III. Practice affects on performance, retention and fear. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 51, p. 234.

Jeddi E. 1970. Confort du Contact et Thermoregulation Comportementale. — Physiol. a. Behav., v. 3, p. 1487.

Jennings H. S. 1906. Behaviour of the lower organisms. Columbia Univ. Press, N. Y.

Joffe J. M. 1965. Genotype and prenatal and premating stress interact to affect adult behavior in rats. — Science, v. 150, p. 1844.

Jones D. A., Naylor E. 1970. The swimming rhythm of the sand beach isopod *Euridice pulchra*. — J. Exper Mar. Biol., v. 4, p. 189.

Jouvet M. 1967. Neurophysiology of the states of sleep. — Physiol. Rev., v. 17, p. 117.

Jundell J. 1904. Über die nycktemeralen Temperaturschwankungen im ersten Lebensjahre des Menschen. — Jahrb. f. Kinderh., Bd. 59. S. 521.

Kagan J., Beach F. A. 1953. Effects of early experience on mating behavior in male rats. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 46, p. 204.

Kalmus H. 1934. Über die Natur des Zeitgedächtnisses der Bienen. — Z. vergl. Physiol., Bd. 20, S. 405.

Karakasian M. W., Hastings J. W. 1962. The inhibition of biological clock by actinomycin-D. — Proc. Nat. Acad. Sci., v. 48, p. 2130.

Karakasian M. W., Hastings J. W. 1963. The effect of inhibitors of macromolecular biosynthesis upon the persistent rhythm of luminiscence in *Gonyaulax*. — J. Genet. Physiol., v. 46, p. 1.

Karas G. C., Denenberg V. H. 1961. The effects of duration and distribution of infantile experience on adult learning. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 54, p. 170.

Karpovich P. V. 1959. Physiology of muscular activity. Saunders, Philadelphia—London.

Kavanau J. L. 1962. Activity patterns on regimes employing artificial twilight transitions. — Experientia, v. 18, p. 382.
Kendeigh Ch. 1966. Interrelation of energy balance, temperature and size in birds. — XIV Congr. Intern. Ornith., Oxford.
King J. A. 1956. Sexual behavior of C57BL/10 mice and its relation to early social experience.— J. Genet. Psychol., v. 83, p. 223.
King J. A. 1957. Relationship between early social experience and adult aggressive behavior in inbred mice. — J. Genet. Psychol., v. 90, p. 151.
King J. A., Eleftheriou B. E. 1959. Effects of early handling upon adult behavior in two subspecies of deer-mice, *Peromyscus maniculatus*. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 82.
King J. A., Gurney N. L. 1954. Effects of early social experience on adult aggressive behavior in C57BL/10 mice. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 47, p. 326.
Klapow L. A. 1972. Natural and artificial rephasing of a tidal rhythm. — J. Comp. Physiol., v. 79, p. 233.
Klinghley G., Lowy P., McCune C. 1968. Polycythemia an ineffective component of altitude acclimation. — XXIV Intern. Congr. Physiol. Washington D. C. p. 232.
Klinowska M. 1970. Lunar rhythms in activity, urinary volume and acidity of the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*). — J. interdisc. Cycle Res., v. 1, p. 317.
Klinowska M. 1972. A comparison of the lunar and solar activity rhythms of the golden hamster (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). — J. Interdisc. Cycle Res., v. 3, p. 145.
Klopfer P. H. 1968. Is heart rate an indicator of imprinted preferences and affect? — Developm. Psych.-Biol., v. 1, p. 205.
Klopfer P. H., Klopfer M. S. 1968. Maternal imprinting in goats: fostering of alien young. — Z. Tierpsychol., Bd. 25, S. 862.
Kopin I. 1964. Storage and metabolism of catecholamines: the role of monoamine oxidase. — Pharmacol. Revs., v. 16, p. 179.
Korringa P. 1957. Lunar periodicity. — In: Treatise on marine ecology and paleontology, v. 1. Wawerly Press, Baltimore, p. 317.
Kovach J. K. 1971. Ethology in the Soviet Union. — Behaviour, v. 39, Leiden, p. 237.
Krecek J. 1970. The weaning period as a critical period of development. — In: Postnatal development of phenotype. Academia, Prague, p. 33.
Kubie L. S. 1948. Instincts and homeostasis. — J. Psychosom. Res., v. 10, p. 15.
Kuo Z. Y. 1932. Ontogeny of embrionic behavior in Aves. — J. Comp. Psychol., v. 14, p. 109.
Langworthy O. R. 1928. Development of behaviour patterns and myelinization of the nervous system in the human fetus and infant. — Carneg, Inst. Publ., N 443.
Lapique L., Lapique M. 1897. Les échanges chez les homeothermes au répos en fonction de la grandeur corporelle et la température extérieure. — C. R. Soc. Biol., t. 66, p. 528.
Laties V. G., Weiss B. 1959. Thyroid state and working for heat in the cold. — Am. J. Physiol., v. 197, p. 1028.
Laties V. G., Weiss B. 1960. Behavior in the cold after acclimatization. — Science (N. Y.), v. 131, p. 1891.
Leblanc J. 1967. Adaptation to cold in three hours. — Am. J. Physiol., v. 212, p. 530.
Leblanc J. 1969. Stress and interstress adaptation. Feder. Proc., v. 28, p. 996.
Lehrmann D. 1953. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behaviour.— Quart. Rev. Biol., v. 28, p. 337.
Levine S. 1956. A further study of infantile handling and adult avoidance learning. — J. Personality, v. 25, p. 70.
Levine S. 1957. Infantile experience and resistance to physiological stress. — Science, v. 126, p. 405.

Levine S. 1958. Effect of early deprivation and delayed weaning on avoidance learning in the albino rat. Arch. Neurol. Psychiat., v. 79, p. 211.
Levine S. 1959. Emotionality and aggressive behavior in the mouse as a function of infantile experience. — J. Genet. Psychol., v. 94, p. 77.
Levine S. 1965. Maturation of the neuroendocrine response to stress. — VI Pan-American Congr. Endocrinol. Excerpta Med. Intern. Cenrg., Ser. 99.
Levine S. 1967. Maternal and environmental influences on the adrenocortical response to stress in weaning rats. — Science, v. 156, p. 258.
Levine S., Alpert M. 1959. Differential maturation of the central nervous system as a function of early experience. Arch. Genet. Psychiat., v. 1, p. 403.
Levine S., Alpert M., Lewis G. W. 1958. Differential maturation of an adrenal response to cold stress in rats menipulated in infancy. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 51, p. 774.
Levine S., Broadhurst P. L. 1963. Genetic and ontogenetic determinants of adult behavior in the rat. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 56, N 2, p. 423.
Levine S., Chevalier J. A., Korchin S. J. 1956. The effects of early shock and handling on later avoidance learning. — J. Personality, v. 24, p. 475.
Levine S., Cohen C. 1959. Differential survival to leukemia as a function of infantile stimulation in DBA/2 mice. — Proc. Soc. Exper. Biol. Med. (N. Y.), v. 102, p. 53.
Levine S., Haltmeyer G. C., Karas G. G., Denenberg V. H. 1967. Physiological and behavioural effects of infantile stimulation. — Physiol. Behav., v. 2, p. 55.
Levine S., Lewis G. W. 1959. Critical period for the effects of infantile experience on the maturation of a stress response. — Science, v. 129, p. 42.
Levine S., Mullins R. F. Jr. 1966. Hormonal influence on brain organization in infant rats. — Science, v. 152, p. 1585.
Levine S., Otis L. S. 1958. The effects of handling before and after weaning on the resistance of albino rats to their deprivation. — Canad. J. Psychol., v. 12, p. 103.
Levine S., Wetzel A. 1963. Infantile experiences, strain differences, and avoidance learning. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 56, p. 879.
Liddell H. 1954. Conditioning and emotions. — Sci. Amer., v. 190, p. 48.
Lindhardt J. 1917. Investigation of the conditions in report of the Danish expedition to the North-East Coast of Greenland 1906—1908. Meddeleserom Gronland, Copenhaven.
Lindzey G., Winston H. D., Manosevitz M. 1963. Early experience, genotype and temperament in *Mus musculus*. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 56, p. 622.
Lipton J. M., Avery D. D., Marotto D. R. 1970. Determinants of behavioral thermoregulation against heat: thermal intensity and skin temperature levels.— Physiol. a. Behav., v. 5, p. 1032.
Lissmann H. W. 1946. The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish (*Scyllium canicula, Acanthias vulgaris*). I. Reflex behavior. — J. Exper. Biol., v. 23, p. 143.
Lorenz K. 1935. Der Kumpan in Umwelt des Vogels; die Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhältungsweisen. — J. Ornith., Bd. 83, S. 137.
Lorenz K. 1937. Über die Bildung des Instinktbegriffes. — Naturwiss., Bd. 25, S. 139, 307, 324.
Lorenz K. 1957. Methoden der Verhaltensforschung. — Handb. Zoolog., Bd. 8, S. 10.
Lorenz K. 1961. Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. — Z. Tierpsychol., Bd. 18, S. 139.

Maignon F., Guilhon H. 1931. L'influence des saisons sur les échanges respiratoires chez le chien.— C. R. Acad. Sci., t. 192, p. 1410.
Mason C. F. 1971. Respiration rates and population metabolism of woodland snails. — Oecologia, Bd. 7, S. 80.
Mason W. A. 1960. The effect of social restriction on behaviour of rhesus monkeys: I. Free social behavior. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 53, p. 582.
McDougall W. 1912. Psychology, the study of behavior. London.
McNab B. 1968. The influence of fat deposit on the basal rate of metabolism in desert homoiotherms. — Comp. Bioch. Physiol., v. 26, p. 333.
Melzack R. 1961. On the survival of mallard ducks after «habituation» to the hawk-shaped figure. — Behaviour, v. 17, p. 9.
Melzack R., Penick E., Beckett A. 1959. The problem of «innate fear» of the hawk-shaped figure. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 694.
Melzack R., Thompson W. R. 1956. Effects of early experience on social behaviour. — Canad. J. Psychol., v. 10, p. 82.
Meyer G. W., McGee R. K. 1959. A re-evaluation of the effect of early perceptual experience on discrimination performance during adulthood. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 390.
Misanin J. R., Miller R. R., Lewis D. J. 1968. Retrograde amnesia produced by electroconvulsive shock after reactivation of a consolidated memory trace. — Science, v. 160, p. 554.
Mitchel R., Gumma R., South F. E. 1970. Hypothermy and behavioral thermoregulation by the hamster (*Mesocricetus auratus*). — Anim. Behav., v. 18, p. 504.
Moltz H. 1960. Imprinting: Empirical basis and theoretical significance. — Psychol. Bull., v. 57, p. 291.
Moltz H. 1963. Imprinting: An epigenetic approach. — Psychol. Rev., v. 70, p. 123.
Moltz H., Rosenblum L. A. 1958. The relation between habituation and the stability of the following response. — J. comp. Physiol. Psychol., v. 51, p. 658.
Moltz H., Rosenblum L. A., Halikas N. 1959. Imprinting and level of anxiety. — J. Comp. Physiol. Psychol., v. 52, p. 240.
Moore A. U. 1968. Effect of modified maternal care in the sheep and goat. — In: Early experience and behavior. G. Newton a. S. Levine (Eds.). Thomas, Springfield, Ill. p. 142.
Morgan E. 1965. The activity rhythm of the amphipod *Corophium volutator* (Pallas) and its possible relationship to changes in hydrostatic pressure associated with the tides. — J. Anim. Ecol., v. 34, p. 731.
Morra M. 1965. Level of maternal stress during two pregnancy periods on rat offspring behavior. — Psychomon. Sci., v. 3, p. 7.
Morrell F. 1961. Lasting changes in synaptic organization produced by continuous neuronal bombardment. — In: Dalafresnaye (Ed.). Brain mechanisms and learning. Blackwell, Oxford, p. 375.
Morrison P. 1964. Adaptation of small mammals to the Arctic. — Feder. Proc., v. 23, № 6, pt. I, p. 1202.
Mueller H. C. 1974. The development of prey recognition and predatory behaviour in the american kestrel *Falco sparverius*. — Behaviour, v. 47, p. 313.
Myrcha A. 1969. Correlation between dominance in the population and the level of metabolism in white mice males. — Bull. Acad. Sci. Polonaise, Ser. Biol., v. 17, № 10.
Myslivecek J. 1970. Electrophysiological parameters in undernourished developing brain: dog and rat. — In: S. Kazda, V. H. Denenberg (Eds.). Postnatal development of phenotype. Academia, Praha, p. 85.
Myslivecek J., Safanda J., Hassmannova J., Chaloupka Z., Semiginivsky B. 1974. Effects of postnatal influences on conditio-

ning and some functional and structural brain parameters in rats. — Acta Neurobiol. Exper., v. 34, p. 99.
Naylor E. 1958. Tidal and diurnal rhythms of locomotor activity in *Carcinus moenas* (L.). — J. Exper. Biol., v. 35, p. 602.
Naylor E. 1960. Locomotory rhythms in *Carcinus moenas* (L.) from non-tidal conditions. — J. Exper. Biol., v. 37, p. 481.
Ogilvie D. M., Stinson R. H. 1966. Temperature selection in *Peromyscus* and laboratory mice *Mus musculus*. — J. Mammol., v. 48, p. 655.
Ostermann K. 1955. Aktivität heimischer Muriden and Gliriden. — Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. Physiol., Bd. 66, S. 355.
Ottinger D. R., Denenberg V. H., Stephens M. W. 1963. Maternal emotionality, multiple mothering, and emotionality in maturity. J. Comp. Physiol. Psychol., v. 56, p. 313.
Palmer J. D. 1967. Daily and tidal components in the persistent rhythmic activity of the crab *Sesarma*. — Nature (London), v. 215, p. 64.
Palmer J. D., Dowse H. B. 1969. Preliminary findings on the effect of D_2O on the period of circadian activity rhythms. — Biol. Bull., v. 137, p. 388.
Panuska J. A. 1963. Behavioral thermoregulation and rewarming ability in hibernators. — Am. Zool., v. 3, p. 501.
Panuska J. A. 1965. Operant behavior by trained animals at low body temperature. — The Physiologist, v. 8, p. 320.
Panuska J. A., Popovic V. 1963. Learning in hypothermic rats. — J. Appl. Physiol., v. 18, p. 1016.
Panuska J. A., Popovic V. 1965. Critical temperature for instrumental response acquisition in hypothermic rats. — J. Appl. Physiol., v. 20, p. 1275.
Pengelley E. T. 1967. The relation of external conditions on the onset and termination of hibernation and estivation. Prep. from «Mammalian hibernation», ed. by K. C. Fischer, A. D. Dawe, C. P. Layman, E. Schönbaum, F. S. South, Jr. Oliver a. Boyd, Ltd. Edinbourgh—London.
Pengelley E. T., Fischer K. C. 1963. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating behavior of captive golden-mantled ground squirrels (*Citellus lateralis tescorum*). — Canad. J. Zool., v. 41, p. 1103.
Pengelley E. T., Fischer K. C. 1966. Locomotor activity patterns and their relation to hibernation in the golden-mantled ground squirrels. — J. Mammal., v. 47, № 1, p. 63.
Petrusewicz K. 1957. Investigation of the experimentally induced population growth. — Ekologia Polska, ser. A (Warszawa), t. V, № 9.
Petrusewicz K. 1963. Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population. — Ekologia Polska, ser. A. (Warszawa), t. XIV, № 25, p. 113.
Petrusewicz K. 1966. Production vc. turnover of biomass and individuals. — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl., II, v. 9, p. 621.
Pfaffenberger C. J., Scott J. P. 1959. The relationship between delayed socialisation and trainability in guide dogs. — J. Genet. Psychol., v. 95, p. 145.
Piéron H. 1906. La réaction aux marées par anticipation reflexe chez *Actinia equina*. — C. R. Soc. Biol. Paris, t. 61, p. 658.
Piéron H. 1908. La rythmicité chez *Actinia equina*. — C. R. Soc. Biol. Paris, t. 65, p. 726.
Pittendrigh C. S. 1954. On temperature independence in the clock system controlling emergence time in *Drosophila*. — Proc. Nat. Acad. Sci. (Washington), v. 40, p. 1018.
Pittendrigh C. S. 1960. Circadian rhythms and circadian organization of living systems. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 159.

Rao K. P. 1954. Tidal rhythmicity of rate of water propulsion in Mytilus, and its modifiability by transplantation. — Biol. Bull., v. 106, p. 353.
Rawson K. S. 1959. Experimental modification of mammalian endogenous activity rhythms. — In: Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Ed. by Whithrow. Washington, p. 791.
Rawson K. S. 1960. Effects of tissue temperature on mammalian activity rhythms. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 105.
Renner M. 1957. Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. — Z. vergl. Physiol., Bd. 40, S. 85.
Renner M. 1960. The contribution of the honey bee to the study of time sense and astronomical orientation. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 361.
Richter C. P. 1927. Animal behavior and internal drives. — Quart. Rev. Biol., v. 2, p. 307.
Rieger P. 1970. Die Verteilung der Motorischen Aktivität in der circadian Periode des Menschen. Intern. Z. angew. Physiol., Bd. 28, S. 332.
Riesen A. N. 1950. Arrested vision. — Scient. Amer., v. 183, p. 16.
Roberts S. K. de F. 1960. Circadian activity rhythms in cockroaches I The free-running rhythm in steady-state. — J. Cell. Comp. Physiol., v. 55, № 99.
Rockett F. C. 1955. A note on «An experimental test of an alleged innate sign stimulus» by Hirsch. Lindley and Tolman. Percept. Mot. Skills, v. 5, p. 155.
Roeder K. O. 1953. Insect physiology. J. Wiley, N. Y.
Rogers W. W. 1932. Controlled observation on the behaviour of kittens toward rats from birth to five months of age. — J. Comp. Psychol., v. 1, p. 107.
Rosenblatt J., Turkewitz C., Schneirla T. C. 1961. Early socialization in the domestic cat as based on feeding and other relationships between female and young. — In: Determinants of infant behaviour. B. Foss (Ed.). Methuens, London.
Rosenzweig M. R., Bennet E. L., Diamond M. C. 1972. Brain changes in response to experience. — Scient. Amer., v. 226, № 2.
Rubner M. 1883. Über den Einfluss der Körpergröse auf Stoff- und Kraftwechsel. — Z. Biol., Bd. 19, S. 535.
Rubner M. 1902. Die Gesetze der Energieverbrauch bei der Ernährung. Leipzig—Wien.
Safanda J., Myslivecek J., Frankova S. 1971. Biochemical characteristics of the rat brain after low protein diet. — Activ. Nerv. Super., v. 13, p. 102.
Salzen E. A. 1966. Imprinting in birds and primates. — Behaviour, v. 28, p. 232.
Salzen E. A., Sluckin W. 1959. The incidence of the following response and the duration of responsiveness in domestic fowl. — Anim. Behav., v. 11, p. 172.
Satinoff E. 1964. Behavioral thermoregulation in respect to local cooling of the rat brain. — Am. J. Physiol., v. 206, p. 1389.
Shein M. V. 1960. Modification of sexual stimuli by imprinting in turkeys. — Anat. Res., v. 137, p. 392 (abstr.).
Schein M. V., Hale E. B. 1959. The effect of early social experience on male sexual behaviour of androgen injected turkeys. — Anim. Behav., v. 7, p. 189.
Schleidt W. M. 1962. Die historische Entwicklung der Begriffe «Angeborenes auslösendes Schema» und «Angeborener Auslosemechanismus» in der Ethologie. — Z. Tierpsychol., Bd. 19, H. 6, S. 697.
Schleidt W. M. 1964. Über die Spontaneität von Erbkoordinationen. — Z. Tierpsychol., Bd. 21, S. 235.

(Schmidt-Nielsen K.) Шмидт-Нильсен К. 1972а. Животные пустынь. Изд. «Наука», Л.
Schmidt-Nielsen K. 1972. How animals work. Cambridge Univ. Press.
Scholander P. F. R., Hock W., Walters W. 1950. Heat regulation in some arctic and tropical mammals and birds. — Biol. Bull., v. 99, № 2, p. 237.
Scott J. P. 1945. Social behavior organization, and leadership in a small flock of domestic sheep. — Comp. Psychol. Monogr., v. 18, № 4, p. 1.
Scott J. P. 1958. Critical periods in the development of social behavior in puppies. — Psychosom. Med., v. 20, p. 42.
Scott J. P. 1960. Comparative social psychology. — In: Principles of comparative psychology. R. H. Waters et al. (Eds.), McGraw-Hill N. Y.
Scott J. P., Frederickson E., Fuller J. L. 1951. Experimental exploration of the critical period hypothesis. Personality, v. 1, p. 162.
Scott J. P., Marston M. V. 1950. Critical periods affecting the development of normal and maladjustive social behaviour in puppies. — J. Genet. Psychol., v. 77, p. 25.
Scott J. P., Ross S., Fisher A. E. 1959. The effect of early enforced weaning on suching behavior of puppies. — J. Genet. Psychol., v. 95, p. 261.
Seitz P. F. D. 1954. The effects of infantile experiences upon adult behavior in animal subjects.: I. Effect of litter size during infancy upon adult behavior in the rat. — Am. J. Psychiat., v. 110, p. 916.
Seitz P. F. D. 1958. The maternal instinct in animal subjects; I. — Psychosom. Med., v. 21, p. 285.
Seitz P. F. D. 1959. Infantile experience and adult behaviour in animal subjects. II. Age of separation from the mother and adult behaviour in the cat. — Psychosom. Med., v. 21, p. 285.
Simpson S., Galbraith J. J. 1905. Observation on the normal temperature of the monkey and its diurnal variation. — Transact. Roy. Soc. Edinburgh, v. 32, p. 305.
Sluckin W. 1965. Imprinting and early learning. Chicago.
Sontag L. W. 1941. The significance of the fetal environmental differences. Am. J. Obstet. Gynec., v. 42, p. 996.
South F. E., Andjus R. K., Gumma M. R. 1966. Acclimatization to deep hypothermia. — Feder. Proc., v. 25, p. 515.
Southwick C. H. 1968. Effect of maternal environment on aggressive behavior of inbred mice. — Communicat. in behavioral biol., v. 1, p. 129.
Spafford D. S., Pengelley E. T. 1971. The influence of the neuro-humor serotonin on the hibernation of the golden-mantled ground squirrel, *Citellus lateralis*. — Comp. Biochem. Physiol., v. 38A, p. 239.
Spalding D. A. 1872. Instinct with original observations on young animals. — In: Readings in ecology. Ed. E. Kormondy. 1965. Prentice Hall Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
Sperry R. W. 1958. Physiological plasticity and brain circuit theory. — In: Biological and biochemical bases of behavior. Ed. by H. F. Harlow and C. N. Woolsey. Wisconsin Univ. Press., Madison, p. 401.
Stebbins L. L. 1971. Seasonal variations in circadian rhythms of deer mice in Northwestern Canada. — Arctic., v. 24, № 2, p. 124.
Stebbins L. L. 1972. Seasonal and latitudinal variations in circadian rhythms of red-backed vole. Arctic, v. 25, № 3, p. 216.
Stroebel C. F. 1969. Biologic rhythm correlates of disturbed behavior in the rhesus monkey. — Bibl. Primatol., № 9, p. 91.
Suter R. B., Rawson K. S. 1968. Circadian activity rhythm of the deer mouse *Peromyscus*: effect of deuterium oxide. — Science, v. 160, p. 1011.

Sweeney B. M., Hastings J. W. 1960. Effects of temperature upon diurnal rhythms. — Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol., v. 25, p. 87.
Sweeney B. M., Tuffi C. F., Rubin R. H. 1967. The circadian rhythm in photosynthesis in *Acetabularia* in the presence of actinomycin-D, puromycin and chloramphenicol. — J. Genet. Physiol., v. 50, p. 647.
Tembrock G. 1960. Spielverhalten und vergleichende Ethologie. — Z. Säugetierk., Bd. 25, S. 1.
Tembrock G. 1964. Verhaltensforschung. Jena.
Thompson W. R. 1957. Influence of prenatal maternal anxiety on emotionality in young rats. — Science, v. 125, p. 698.
Thorpe W. H. 1956. Learning and instinct in animals. London.
Thorpe W. H. 1961. Bird Song: The biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge Univ. Press.
Thorpe W. H. 1963. Learning and instinct in animals Harward Univ. Press, Cambridge—London.
Tinbergen N. 1955. The study of instinct. Clarendon Press, Oxford.
Tribukait B. 1956. Die Aktivitätsperiodik der weissen Maus in Kunsttag von 16-29 Stunden Länge. — Z. vergl. Physiol., Bd. 38, S. 479.
Turner E. R. 1964. Social feeding in birds. — Behaviour, v. 15, p. 284.
Uexküll J., von. 1921. Unwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin.
Uuspää V. 1963. The 5-hydroxytryptamine content of the brain and some other organs of the hedgehog (*Erinaceus europaeus*) during activity and hibernation. — Experientia, v. 19, № 3, p. 156.
Valenstein E. S., Young W. C. 1955. An experimental factor influencing the effectiveness of testosteron proprionate in eliciting sexual behavior in male guinea pigs. — Endocrinol., v. 56, p. 173.
Valzelli L. 1969. The exploratory behavior in normal and aggressive mice. Psychopharmacol. (Berlin), v. 15, p. 232.
Vanderplank F. L. 1941. Activity of *Glossina pallidipes* and the lunar cycle (*Diptera*). — Proc. R. Ent. Soc. London (A), v. 16, p. 61.
Wahl O. 1932. Neue Untersuchungen über das Zeitgedächtnis der Bienen. — Z. vergl. Physiol., Bd. 16, S. 529.
Weiss P. 1941. Self-deafferentation of the basic patterns of coordination. — J. Comp. Psychol., v. 17, p. 1.
Weiss P. 1950. Experimental analysis of coordination by the disarrangement of central-peripheral relations. — Symp. Soc. Exper. Biol., v. 4, p. 92.
Wever R. 1970. Zur Zeitgeber-Stärke eines Licht-Dunkel-Wechsels für die circadiane Periodik des Menschen. — Pflüg. Arch., Bd. 321, S. 133.
Whitman C. O. 1919. The behaviour of pigeons. — Publ. Carnegie Inst., № 257.
Wikler W. 1959. Die ökologische Anpassung als ethologisches Problem. — Naturwiss., Jg. 46, S. 505.
Williams E., Scott J. P. 1953. The development of social behavior patterns in the mouse, in relation to natural periods. — Behaviour, v. 6, p. 35.
Winget C. M., Rahlmann D. F., Pace N. 1969. Phase relationships between circadian and photoperiodism in the monkey. — Bibl. Primat., № 9, p. 64.
Wolf A. 1943. The dynamics of the selective inhibition of specific functions in neurons: a preliminary report. — Psychosom. Med., v. 5, p. 27.
Wood-Gush D. G. M. 1958. The effect of experience on the mating behaviour of the domestic cock. — Anim. Behav., v. 6, p. 68.
Youseff M. K., Dill D. B., Mayes M. G. 1970. Shifts in body fluids during dehydration in the burro (*Equs asinus*). — J. Appl. Physiol., v. 29, № 3, p. 345.
Youthed G. J., Moran V. C. 1969. The lunar-day activity rhythm of Myrmeleontid larvae. — J. Insect Physiol., v. 15, p. 1259.

Zarrow M. X., Denenberg V. H., Halmeyer G. C., Brumaghim J. T. 1967. Plasma and adrenal corticosterone levels following exposure of the two-day-old rat to various stressors. — Proc. Exper. Biol. Med., v. 125, p. 113.

Zarrow M. X., Haltmeyer G. C., Denenberg V. H., Thatcher J. 1966. Response of the infantile rat to stress. — Endocrinol., v. 79, p. 631.

Zarrow M. X., Philpott J. E., Denenberg V. H., O'Conner W. B. 1968. Localization of $^{14}C_{-4}$-corticosterone in the 2-day old rat and a consideration of the mechanism involved in early handling. — Nature, London, v. 218, p. 1264.

Zeuthen E. 1953. O_2 uptake as related to size of organisms. — Quart. Rev. Biol., v. 28, p. 1.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Введение 3

ГЛАВА I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОВЕДЕНИЯ И СОВРЕМЕННАЯ ЭТОЛОГИЯ

Определение этологии и ее происхождение как науки 9
Представления этологов о «пусковых» и «реализующих» механизмах 14
Нервные механизмы поведения животных в представлениях этологов 20
О критике современной этологии 23
О взаимоотношениях этологии и экологической физиологии . . . 29

ГЛАВА II. РАЗВИТИЕ ВИДОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Формирование врожденных реакций поведения и врожденного различения 33
Первые контакты новорожденного с окружающей средой 39
Постнатальный онтогенез врожденного поведения 47
Роль натуральных условных рефлексов (облигатного обучения) в формировании видового поведения 56
Сложные формы поведения в природе и в лаборатории 62

ГЛАВА III. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ФОРМИРОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Стадии развития и формирование поведения 67
Запечатлевание (импринтинг) как самая ранняя форма обучения и памяти 68
Импринтинг и регуляция вегетативных функций организма . . . 77
Теории импринтинга 80
Ранний опыт и его значение для формирования поведения и регуляции физиологических функций 84
Процедура «хендлинг» (handling) 87
Опыт выращивания молодняка самкой другого вида 93
Влияние материнского кормления и материнско-детских отношений на развитие молодняка 95
Процедура «джентлинг» (gentling) 98
Влияние условий среды в период развития на формирование поведения взрослых животных 99

Стр.

ГЛАВА IV. ЭНЕРГЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ И СПОНТАННАЯ ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ

Поведение и энергетика организма 107
Общая двигательная активность и ее количественная характеристика 108
Облигатная двигательная активность 112
Факультативная (спонтанная) двигательная активность на примере игровой деятельности 114
Двигательная активность и утомление 119
Факторы внешней среды и факультативная двигательная активность 121
Гомеостатическое поведение и его изучение 125
Энергетика спонтанного поведения 133
Энергетика стадных и популяционных отношений 135
О роли центральных и периферических механизмов в поддержании двигательной активности 138
Центральные биохимические механизмы поддержания факультативной двигательной активности 140

ГЛАВА V. БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Понятие о биологических ритмах и их классификация 145
Основные методы исследований в биоритмологии 146
Эндогенные ритмы и изоляция от периодических факторов среды 149
Метод «остановки» биологических часов и влияние температуры среды, ингибиторов синтеза белка и мутагенов 152
Наследование циркадных (суточных) ритмов и развитие их в онтогенезе 155
Влияние факторов среды на циркадный ритм и усвоение ритма . . 157
Циркадные (суточные) ритмы у человека 163
Цирканные (сезонные) ритмы 167
Приливные и лунные ритмы 172
Литература 182

Абрам Донович Слоним

СРЕДА И ПОВЕДЕНИЕ

Формирование адаптивного поведения

Утверждено к печати


Научным советом по комплексным проблемам физиологии человека и животных Академии наук СССР

Редактор издательства Р. П. Ольнянская
Художник Д. С. Данилов
Технический редактор Р. А. Кондратьева
Корректоры Р. Г. Гершинская и А. И. Кац

Сдано в набор 10/II 1976 г. Подписано к печати 16/VI 1976 г. Формат $60 \times 90^{1}/_{16}$. Бумага № 1. Печ. л. $13^{1}/_{4}$=13.25 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.55. Изд. № 6235. Тип. зак. № 986. М-14943. Тираж 6750.
Цена 99 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12


99 коп.
ИЗДАТЕЛЬСТВО
НАУКА
Ленинградское
отделение

А. Д. СЛОНИМ

СРЕДА И ПОВЕДЕНИЕ